FACULTÉ DE MÉDECINE DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY
1919-1920 2e Série No 110

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

D'UNE

Théorie de l'excitabilité des nerfs

THÈSE

Présentée et soutenue publiquement le Samedi 10 Janvier 1920

POUR OBTENIR LE GRADE DE

Docteur en Médecine

PAR

LAMBOLEZ (Henri-René)

Licencié ès sciences (Certificats d'études supérieures de Calcul différentiel et intégral, Algèbre supérieure, Mécanique rationnelle, Astronomie supérieure, Analyse supérieure, Physique générale).
Préparateur de Physique médicale à la Faculté de Nancy

Né le 23 Juillet 1885, aux Voivres (Vosges)

EXAMINATEURS DE LA THÈSE

MM.	MEYER,	professeur...	*Président.*
	LAMBERT,	professeur. .	*Juges.*
	LUCIEN,	agrégé.....	
	FAIRISE,	agrégé.....	

Le candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

NANCY
IMPRIMERIE NANCÉIENNE, 15 RUE DE LA PÉPINIÈRE

1920

FACULTÉ DE MÉDECINE DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY
1919-1920 2e Série No 110

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

D'UNE

Théorie de l'excitabilité des nerfs

THÈSE

Présentée et soutenue publiquement le Samedi 10 Janvier 1920

POUR OBTENIR LE GRADE DE

Docteur en Médecine

PAR

LAMBOLEZ (Henri-René)

Licencié ès sciences (Certificats d'études supérieures de Calcul différentiel et intégral, Algèbre supérieure, Mécanique rationnelle, Astronomie supérieure, Analyse supérieure, Physique générale).
Préparateur de Physique médicale à la Faculté de Nancy

Né le 23 Juillet 1885, aux Voivres (Vosges)

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

EXAMINATEURS DE LA THÈSE

MM.	MEYER,	professeur...	*Président.*
	LAMBERT,	professeur...	*Juges.*
	LUCIEN,	agrégé.....	*Juges.*
	FAIRISE,	agrégé.....	*Juges.*

Le candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

NANCY
IMPRIMERIE NANCÉIENNE, 15, RUE DE LA PEPINIÈRE
—
1920

FACULTÉ DE MÉDECINE DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

Doyen : M. E. MEYER, ✻, I ✿.
Assesseur : M. WEISS, O ✻, I ✿.
Doyen honoraire : M. F. GROSS, O ✻, I ✿.
Professeurs honoraires : MM. BEAUNIS, ✻, I ✿ ; NICOLAS, I ✿ ; PRENANT, ✻, I ✿ ; F. GROSS, O ✻, I ✿ ; CHRÉTIEN, I ✿ ; HERRGOTT, ✻, I ✿.

Professeurs : MM.

Clinique chirurgicale	WEISS, O ✻, I ✿.
Chimie médicale et toxicologie	GARNIER, I ✿.
Hygiène	MACÉ, I ✿.
Physiologie	E. MEYER, ✻, I ✿.
Clinique médicale	SIMON, I ✿.
Histoire naturelle médicale	VUILLEMIN, I ✿.
Clinique ophtalmologique	ROHMER, I ✿.
Médecine légale	P. PARISOT, ✻, I ✿.
Clinique des maladies des enfants	HAUSHALTER, ✻, I ✿.
Anatomie pathologique	HOCHE, ✻, I ✿.
Clinique médicale	ETIENNE, I ✿.
Clinique chirurgicale	VAUTRIN, ✻, I ✿.
Clinique des maladies syphilitiques et cutanées.	L. SPILLMANN, ✻, I ✿.
Clinique de chirurgie infantile et d'orthopédie.	FRŒLICH, ✻, I ✿.
Physique médicale	LAMBERT, I ✿.
Clinique obstétricale et Accouchements	N.
Histologie	N.
Anatomie descriptive	N.

Professeurs-adjoints : MM.

Clinique d'oto-rhino-laryngologie	JACQUES, ✻, I ✿.
Clinique des voies urinaires	ANDRÉ, ✻, I ✿.

Chargés de cours complémentaires : MM.

Médecine opératoire	MICHEL, I ✿, agrégé.
Clinique chirurgicale élémentaire (1)	MICHEL, I ✿, agrégé.
Clinique des maladies mentales	PARIS, I ✿.
Clinique des maladies des vieillards	RICHON, ✻, I ✿, agrégé.
Pathologie interne	RICHON, ✻, I ✿, agrégé.
Accouchements	FRUHINSHOLZ, ✻, I ✿, agrégé.
Clinique des maladies tuberculeuses (1)	PERRIN, I ✿, agrégé.
Thérapeutique	PERRIN, I ✿, agrégé.
Clinique des maladies tuberculeuses (1)	J. PARISOT, ✻, I ✿, agrégé.
Pathologie expérimentale et pathologie générale	J. PARISOT, ✻, I ✿, agrégé.
Pathologie externe	BINET, I ✿, agrégé.
Clinique médicale élémentaire (1)	N.
Clinique d'électrothérapie	N.

Agrégés en exercice

MM. MICHEL, I ✿.
RICHON, ✻, I ✿.
G. GROSS, ✻, I ✿.
FRUHINSHOLZ, ✻, I ✿

MM. COLLIN, I ✿.
ROBERT, I ✿.
BUSQUET, I ✿.
LUCIEN, ✻, I ✿.

MM. BINET, I ✿.
PERRIN, I ✿.
THIRY, ✻, I ✿.
FAIRISE, A ✿.
J. PARISOT, ✻, A ✿

Agrégés libres

MM. REMY, A ✿ ; FÉVRIER, G O ✻, I ✿.

M. H. COIFFARD, I ✿, Secrétaire.
M. LAMBERT DES CILLEULS, ✻, ⊛, I ✿, Secrétaire honoraire.

(1) Fondation de l'Université.

La Faculté a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend ni les approuver ni les improuver.

A MON PÈRE ET A MA MÈRE

en témoignage de filiale affection

A TOUS LES MIENS

A MONSIEUR LE PROFESSEUR LAMBERT

Professeur de Physique médicale à la Faculté de Nancy

A MES MAITRES

DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

INTRODUCTION

Désirant aborder, sur le conseil de M. le Professeur Lambert, l'étude expérimentale de la loi d'excitation, il nous a semblé utile de la faire précéder d'une revue d'ensemble des nombreuses et délicates recherches entreprises à ce sujet et des théories qu'elles ont suscitées.

Le problème à résoudre n'est pas sans difficulté. Une excitation, de quelque nature qu'elle soit, possède à tout instant une intensité et une durée d'action qu'il s'agit de déterminer. Elle met en jeu une certaine énergie sous ses formes les plus diverses.

Les moyens actuels d'investigation et d'analyse nous permettent de rapporter la valeur d'une excitation à celle, plus facilement accessible, du mouvement qu'elle imprime au muscle dont le nerf est excité. Il n'y a là qu'une indication de réactions, car ces deux ordres de phénomènes, excitation et mouvement, ne peuvent être qu'approximativement homologués, et ne sont en aucune façon superposables.

L'interprétation d'un ordre de phénomènes physiques permet de fixer, en général de façon simple, les lois qui les régissent de telle sorte que les circonstances de leur production restent bien identiques à elles-mêmes.

Une interprétation simple des phénomènes biologiques

est beaucoup plus délicate, car il faut analyser simultanément une infinité de fonctions d'ordre physique, chimique et physiologique.

Les lois dont nous abordons plus particulièrement l'étude se limitent au cas particulier de l'excitation liminaire. Existe-t-il une relation simple entre les divers facteurs de l'excitation permettant de calculer, lorsque l'on fait varier l'un d'eux, les modifications qu'il faudra faire subir aux autres facteurs pour qu'une nouvelle excitation reste encore juste suffisante?

On verra par la suite de ce travail que diverses solutions ont été données de ce problème limité, dans lequel l'on n'envisage pas la relation qui peut exister entre les grandeurs de l'excitation et de la réaction à partir du seuil.

Les formules proposées bien qu'établies en partant de points de vue divers ne sont pas, croyons-nous, aussi différentes qu'on pourrait le supposer, et leur étude critique nous a permis de les relier aisément les unes aux autres.

Nous croyons répondre à la pensée de M. le Professeur Lambert en n'insistant pas sur nos sentiments pour lui, quotidiennement affirmés dans la vie commune du laboratoire.

Nous apprécions hautement l'honneur que nous fait M. le Doyen E. Meyer en acceptant la présidence de notre thèse, et le prions de bien vouloir agréer nos plus sincères remerciements.

A M. le Professeur agrégé Lucien, qui nous guida dans nos premiers pas à la Faculté, et à M. le Professeur agrégé Fairise, qui fut pour nous un maître dont la bienveillance ne s'est jamais démentie, nous adressons nos remerciements les plus chaleureux.

Nous avons des obligations envers tous nos Maîtres de la Faculté qui, par leurs inoubliables leçons magistrales et leurs remarquables enseignements cliniques ont facilité nos études dans des circonstances particulièrement difficiles. A tous vont nos témoignages de gratitude et de bon souvenir.

Qu'il nous soit permis de reporter notre pensée vers nos Maîtres d'autrefois, vers ceux qui, à la Faculté des Sciences de Nancy de 1904 à 1908, mirent à notre disposition leur haute science et tout leur zèle. A eux nous devons d'avoir osé entreprendre ce sujet, nous leur en sommes profondément reconnaissant.

CHAPITRE Ier

Les premières théories. — Les critiques

Les premières recherches datent de 1820 et sont dues à Ritter. Du Bois Reymond les reprend en 1845, les généralise et formule une loi qui, pendant longtemps, sera considérée comme générale.

L'instrumentation de Du Bois Reymond était très simple, ayant pour objet d'obtenir un courant continu d'intensité et de périodes d'état, de fermeture et d'ouverture variables.

La variation d'intensité était le facteur unique de l'excitation, et il conclut :

« Le régime permanent n'a pas d'action excitante et le phénomène d'excitation est lié aux phases d'ouverture et de fermeture du courant. »

La densité Δ du courant étant le rapport de l'intensité à la surface de sortie, l'excitation élémentaire ε produite pendant un temps infiniment petit dt est dans une première approximation proportionnelle à $d\Delta$ variation de la densité, c'est-à-dire

$$\varepsilon = \alpha \frac{d\Delta}{dt}$$

Du Bois Reymond admet enfin la possibilité d'extrapo-

lation entre un temps initial o et une durée quelconque t de passage du courant.

$$E = \int_o^t \alpha \frac{d\Delta}{dt} dt = \alpha \int_o \frac{d\Delta}{dt} dt = \alpha \Delta$$

L'excitation est donc uniquement proportionnelle à la densité Δ, et est indépendante de la manière lente ou rapide dont on a varié la densité.

1° Ce fait est en contradiction avec l'expérience; en donnant à l'intensité du courant des valeurs successivement et faiblement croissantes pour atteindre une valeur même très élevée, on ne constate aucune excitation. Au contraire, si l'intensité du courant croît ou décroît brusquement, il y a réponse efficace dont la grandeur est proportionnelle à la grandeur de la variation de l'intensité.

2° Si l'on suppose que α est une constante, on ne saurait admettre que ce coefficient de proportionnalité peut avoir une signification physique déterminée et représente une valeur numérique d'une ou plusieurs grandeurs physiques autres que la densité.

La loi de Du Bois Reymond est donc nécessairement inexacte, parce qu'elle n'embrasse pas la totalité des phénomènes facteurs d'excitation, dans la majeure partie des cas tout au moins. Ajoutons encore que rien n'autorise à penser qu'une interpolation permise dans certaines limites des expériences conduit à une loi demeurant exacte par extrapolation.

Hermann (1861) démontre que pour un accroissement uniforme de l'énergie employée, l'excitation croît d'abord lentement, puis plus rapidement, pour arriver à une limite qu'elle ne saurait dépasser.

Plus tard (1888), Hermann réussit à exciter les nerfs par induction. Puis ce sont ses recherches, desquelles il conclut à l'excitabilité identique des diverses parties d'un nerf non lésé.

Ajoutons que des recherches ultérieures ont montré à ce sujet qu'immédiatement après une section transversale, l'excitabilité d'un nerf est augmentée dans toute sa longueur, sauf cependant au voisinage de la section. Au bout d'un certain temps, une heure et demie en moyenne, l'excitabilité est identique en tous les points.

L'irritation causée par le traumatisme, passagère, est à notre avis également plus que suffisante pour expliquer les modifications passagères d'excitabilité du nerf fraîchement lésé.

Fick (1863-1864) démontre l'inexactitude de la loi de Du Bois Reymond lorsque la courbe de fermeture est très inclinée ou presque normale sur l'axe des temps. En particulier, dans le cas d'une phase de fermeture très petite, la durée de passage du courant en phase continue intervient. La quantité d'électricité n'est pas le seul facteur intervenant dans l'excitation, la durée de passage du courant entre en ligne de compte.

Il formule ces propositions :

1° La variation de densité du courant doit être assez rapide ; au-dessous d'une certaine valeur, elle est sans effet.

2° Une certaine durée de passage du courant est indispensable.

3° Il faut prendre en considération l'amplitude de la variation.

Brücke (1867) suppose que, par passage du courant, le nerf passe d'un état initial à un état final *s* qui n'est autre

que l'intégration d'une excitation électrique élémentaire $u = \frac{d\Delta}{dt}$ en un temps *dt*. Il constate l'inefficacité de l'excitation des nerfs par le curare.

La théorie de Brücke n'est autre que la théorie de du Bois Reymond : les mêmes critiques sont donc à formuler à son égard.

Engelmann (1870) conclut à la nécessité d'une relation entre l'intensité de l'excitation et la durée minima nécessaire à son efficacité. Ces deux grandeurs variant d'ailleurs en sens inverse, et le temps minimum pour une même valeur de l'intensité étant d'autant plus grand qu'il s'agit de tissus à mouvements plus lents.

Cet auteur mentionne que l'intensité moyenne du courant joue un grand rôle et que les modifications apportées par une première excitation se conservent un certain temps; les effets d'excitations successives s'ajoutent, limités toutefois à une certaine valeur; il explique ce fait qu'en fermeture brusque un courant est efficace, alors qu'il ne l'est nullement si le courant est lentement ascendant.

Pflüger, un des premiers, réfuta la loi de Du Bois Reymond : il montre que, dans certains cas, il y a possibilité d'excitation en courant constant; il étend ces considérations aux nerfs moteurs et aux nerfs sensitifs.

A la suite d'un nombre considérable d'expériences, il conclut que l'action d'une même excitation est d'autant plus forte que le point excité est plus éloigné du muscle. D'après lui, une excitation se renforce dans son parcours à travers un nerf, notion qui est la théorie dite de l'avalanche.

Un nerf est-il également excitable dans toutes ses par-

ties? Il semble que les recherches convergent vers cette solution que l'excitabilité d'un nerf augmente au voisinage d'une section. A cet égard, les travaux de Heidenhain sont à retenir, chaque fois que l'excitabilité d'un nerf avait diminué d'une certaine quantité, il suffisait, pour la relever, de pratiquer une nouvelle section, et cela plusieurs fois de suite.

Charbonnel-Salle, dans une étude sur les nerfs moteurs intacts maintenus en place, indique une localisation d'excitation maxima, points d'émergence de rameaux nerveux ou de bifurcation du nerf.

A priori, il nous paraît, toutes circonstances expérimentales restant identiques, qu'aucune raison ne saurait être invoquée en faveur d'une inégale excitabilité des diverses parties d'un nerf qui sont histologiquement identiques.

Von Fleischl (1877) et Von Kries, opérant avec des courants d'établissement lents ou rapides, ne trouvent aucune différence dans les effets produits.

Grützner (1887), expérimentant sur le nerf sciatique de crapaud, montre que la loi de Du Bois Reymond n'est pas applicable et qu'à un courant prolongé à variations plus lentes répond une plus grande excitabilité.

Fait général, vérifié plus tard dans tous les cas d'excitation de muscles à réaction lente.

D'Arsonval (1889), se proposant d'étudier quels sont les éléments de l'onde qui influent sur l'excitation des nerfs, emploie pour la première fois un condensateur. Son dispositif est le suivant :

Une pile P est fermée sur un tube de verre contenant une solution de SO_4 Cu, un des pôles mis à la terre. Un levier mobile autour d'un point A porte un fil de Cu isolé jusqu'à

sa pointe P′; un ressort permet l'oscillation de ce levier, de sorte que la pointe P′ plonge plus ou moins dans la solution, ce qui change le potentiel. Le levier porte à son extrémité une pointe qui inscrit graphiquement, par son déplacement sur un cylindre, les variations du potentiel. La courbe ainsi tracée est la caractéristique d'excitation. Le circuit est fermé sur un condensateur de capacité C connue et sur le nerf moteur d'un muscle.

De cette façon, d'Arsonval fait varier :

1° La quantité d'électricité par modification de la surface du condensateur;

2° Le potentiel en utilisant un nombre différent d'éléments P;

3° Les phases de variation de potentiel en changeant la loi de déplacement du plongeur P′.

Comme conclusions :

Le nerf est surtout sensible à la rapidité des variations de potentiel. L'excitation est d'autant plus grande que la courbe caractéristique est moins étalée sur l'axe des temps, la quantité d'électricité traversant le nerf ayant peu ou pas d'influence sur l'excitation et n'intervenant que pour créer une différence de potentiel.

En cela, d'Arsonval est de l'opinion de Chauveau qui, dès 1859, estime que l'élément important de l'excitation est la tension qui peut être définie comme potentiel en un point.

En définitive, pour d'Arsonval, l'excitation dépend des variations de ε. ε étant la différence de potentiel aux extrémités du circuit, la caractéristique de l'excitation est de la forme $\varepsilon = f(t)$.

Il nous suffira de dire que son appareil ne donne que le

potentiel et ses variations au point où l'électrode touche le nerf, à la condition que la résistance entre ce point et le plongeur soit négligeable, ce qui n'est pas le cas habituel.

D'Arsonval, enfin, se place à l'abri des phénomènes de polarisation, en excitant le nerf ou le muscle par onde instantanée, alternative même, pour une excitation unique; il s'appuie sur cette idée de Charbonnel-Salle qu'on ne saurait être à l'abri de cette cause d'erreur en substituant aux courants de pile des courants dits *flux instantanés*, provenant soit d'une décharge d'induction ou statique, soit d'une décharge de condensateur de capacité connue.

Quelques années plus tard, d'Arsonval étend ses conclusions au cas de l'excitation par onde sinusoïdale d'un courant alternatif, le facteur physiologique le plus important est encore la variation du potentiel. L'auteur décrit une machine à courant alternatif permettant de faire varier la fréquence et la valeur maxima de l'onde.

Et nous devons noter l'application de ces courants en électrothérapie et leur utilisation en gynécologie, avec particulière influence sur la régression des fibromes utérins et la résolution des exudats périutérins.

Marès (1893) pense que le potentiel est le facteur principal de l'excitation, l'intensité jouant un rôle secondaire. D'après lui, il n'y a aucune relation simple, aucune équation, entre l'excitant et son effet. Il se rallie à la théorie de l'avalanche de Pflüger.

Cybulski et Zanietowski (1891), après avoir montré que par décharges de condensateurs on utilise le maximum d'énergie, estiment que c'est là le facteur à considérer dans l'excitation. Etudiant l'excitation minima produite pour diverses capacités chargées à un voltage convenable, ils

mettent en évidence un minimum d'énergie dépensée pour une certaine capacité.

Pour Waller, la caractéristique d'excitation par décharge de condensateur est représentée par $\frac{V}{FR}$, V étant le voltage exprimé en volts, F la capacité en microfarads, R la résistance en ohms. A ce sujet, calculons l'énergie du courant fournie par décharge d'un condensateur, I étant l'intensité et Q la charge, on a :

$$W = \frac{1}{2} VQ = \frac{1}{2} \frac{Q^2}{F} = \frac{I^2 t^2}{F} = \frac{V^2 t_2}{R^2 F}$$

qui est fonction qui se rapproche de celle de Waller et du temps.

La fonction de Waller ne peut servir de caractéristique, car elle dépend en particulier de la résistance avec adjonction du temps.

Wertheim Salomonson (1891) pense que l'énergie correspondante au seuil de l'excitation chez l'homme reste constante lorsque la capacité varie de 0,088 à 0.7 microfarad.

En 1902, admettant la proportionnalité entre l'excitation et l'effet produit, et appliquant la loi de Guldberg et Waage établissant la proportionnalité entre la quantité de substance transformée et la quantité de substance transformable, Wertheim Salomonson établit une nouvelle loi d'excitation, R étant l'excitation capable de transformer E en un temps *t*.

$$-\frac{dE}{dt} = A \frac{dR}{dt}$$

et si E_r est la quantité de substance transformable

$$\frac{dE_r}{dt} = BE_r \frac{dE}{dt}$$

c'est-à-dire

$$+\frac{1}{A}\frac{dE_r}{E_r} = -B dR$$

A et B étant des constantes $E_r = Ae^{-BR}$

Si E_0 est la quantité de substance pouvant être transformée, l'excitation E sera

$$E = E_0 - Ae^{-BR}$$

pour $R = o$, $E = o$ et $E_0 = A$, de sorte que

$$E = A(1 - e^{-BR})$$

l'excitation n'étant pratiquement suivie d'effet que lorsqu'elle a atteint une certaine valeur, l'auteur indique finalement la formule suivante

$$E = A(1 - e^{-B(R-c)})$$

l'établissement de cette formule repose sur une série d'hypothèses nullement justifiées et qui sont les suivantes :

1° A une augmentation d'excitation très petite correspond une augmentation proportionnelle de l'effet produit dans tous les cas;

2° La loi de Guldberg et Waage s'applique;

3° L'effet obtenu est proportionnel à la quantité de substance transformée.

Dubois de Berne (1890) résume ainsi les résultats obtenus dans ses expériences avec décharges de condensateur :

La contraction peut être obtenue avec un potentiel très variable, par conséquent avec des intensités très variables; mais il faut que la durée varie en conséquence. Le facteur important, c'est la quantité active obtenue en diminuant de la quantité de charge ($q = CV$) une quantité inactive,

cette dernière ayant une valeur variable suivant la tension, la résistance et la capacité.

La capacité du condensateur est obtenue par la formule de Siemens, relative à la capacité des condensateurs et des câbles, qui n'est pas sans analogie avec la méthode suivante que nous proposons :

Un condensateur H est chargé à un potentiel V_0 mesuré par un électromètre, puis déchargé à travers une très grande résistance R.

Au bout de t secondes, on ouvre le circuit de décharge et on mesure à nouveau le potentiel V_1.

V étant le potentiel variable du condensateur, $q = CV$ sa charge, pendant dt la charge diminue de $dq = CdV$, l'intensité du courant de décharge est

$$\frac{V}{R} \text{ et par suite } dq = \frac{V}{R}\, dt$$

$$\text{finalement } \frac{dV}{V} = \frac{dt}{CR}$$

$$\text{qui, intégrée de } V_0 \text{ à } V_1 \text{ et de } o \text{ à } t \text{ donne } \log_e \frac{Vo}{V_1} = \frac{t}{CR}$$

$$\text{c'est-à-dire } C = \frac{t}{R \log_e \frac{Vo}{V_1}}$$

qui peut permettre de calculer la durée des décharges, le temps pour passer du potentiel initial V_0 au potentiel V_1.

En 1891, Dubois montre que l'excitation d'un muscle malade nécessite des quantités beaucoup plus fortes et une durée plus longue.

En 1897, dans une étude sur l'action physiologique du courant galvanique dans sa période d'état variable de fermeture, Dubois dit que l'intensité n'est pour rien dans l'ac-

tion physiologique, car on obtient le même résultat, la même contraction minimale, avec des intensités variables de 0,188 à 0,520, l'addition de résistances minimes de 200 à 500 ohms diminue l'effet physiologique et nécessite non seulement une élévation de voltage, mais une intensité plus grande.

Les expériences ont conduit aux résultats suivants :

1° La contraction musculaire se montre à peu près au même voltage et non à la même intensité;

2° La résistance du corps n'a pas grande influence sur l'action physiologique d'une fermeture du courant;

3° Les résistances rhéostatiques intercalées dans le circuit abolissent complètement l'effet physiologique, alors même qu'elles sont négligeables vis-à-vis de la résistance du corps.

Bordier (1897) établit une parfaite analogie entre les résultats obtenus dans ses expériences sur l'action des états variables du courant galvanique sur les nerfs sensitifs, et ceux obtenus par l'exploration des secousses motrices. Il montre que les nerfs sensitifs, comme les nerfs moteurs, sont excités par périodes variables du courant galvanique; par l'emploi du rhéotome de Fleischl, l'intensité du courant peut croître ou décroître de zéro à un maximum, par emploi d'un rhéostat spécial, il est possible de calculer l'intensité i qui passe dans un circuit où se trouve le sujet de résistance ρ et de se rendre compte de l'apparition de la sensation.

C'est à partir de cette date que, parallèlement, Cluzet, Hoorweg et Weiss étudient l'excitation nerveuse. Il n'est guère possible de faire une étude distincte de leurs théories ; nous avons pensé le faire pour en faciliter leur exposition. Les formules proposées sont, en effet, facilement déduites de l'une d'entre elles et en particulier de celle de Weiss, les deux autres s'appliquant au cas de la décharge des condensateurs.

Pour Weiss, le seuil de l'excitation est atteint lorsque la quantité d'électricité q est liée à la durée t de l'excitation par la relation $q = a + bt$ dans laquelle a et b sont deux constantes déterminées.

Dans le cas des condensateurs, Hoorweg est conduit à $q = a\,RC + b$. R étant la résistance du circuit, C la capacité du condensateur, assimilable à la formule de Weiss, si on se souvient qu'en raison de R et de C le temps intervient.

Par application de la loi de Weiss au cas des condensateurs, Cluzet déduit la formule que nous étudions en détail dans le chapitre suivant.

CHAPITRE II

Les théories d'Hoorweg et de Cluzet. — Les discussions

Dès 1892, Hoorweg rejette la loi de Du Bois Reymond. Ses études portent particulièrement sur l'excitation par décharges de condensateurs.

Recherchant l'excitation minima par décharge à travers une résistance déterminée, il énonce les cinq propositions suivantes :

1° Si la capacité décroît, la contraction minimale se montre avec des tensions de plus en plus élevées;

2° La quantité d'électricité mise en mouvement décroît de façon continue;

3° L'énergie passe par un minimum pour croître ensuite continuellement pour des capacités encore plus petites;

4° Pour une capacité donnée, la résistance du circuit augmentant, on fait croître en même temps la tension, la quantité et l'énergie ;

5° Pour des capacités croissantes, la tension diminue, tendant vers une constante qui est fonction de la résistance.

De ces propositions, Hoorweg déduit une formule :

R étant la résistance du circuit, C la capacité du con-

densateur, V le potentiel de charge correspondant à la contraction minimale,

$$V = aR + \frac{b}{C}$$

a et b étant des coefficients dépendant des électrodes, de leur mode d'application, de la valeur du nerf en temps que sensibilité à l'excitation et des unités employées.

q étant la quantité d'électricité, la formule s'écrit :

$$q = a \cdot RC + b$$

La loi d'excitation élémentaire s'en déduit :

$$\varepsilon = \alpha \cdot ie^{-\beta t}$$

i représentant l'intensité variable en fonction du temps, d'où ε étant l'excitation instantanée, l'excitation γ pendant un temps t

$$\gamma = \alpha \int_0^t ie^{-\beta t} dt$$

Cette formule appliquée au cas de la décharge du condensateur conduit comme nous allons le montrer à

$$V = aR + \frac{b}{C}$$

Hermann n'accorde à la formule d'Hoorweg d'autre valeur qu'une approximation de la loi de l'excitation.

Mais y a-t-il une loi expérimentale qui soit l'expression mathématique de la vérité? Les lois physiques se rapportent au cas idéal où, dans un phénomène physique, n'interviendrait qu'une circonstance unique, qu'un seul facteur.

Les écarts relatifs aux lois physiques et cette circonstance que dans un certain cas un écart est insignifiant, s'expliquent par l'action d'un facteur à ce point prédominant qu'à côté de lui les autres ne jouent aucun rôle.

Que dirons-nous des lois physico-biologiques? Peut-on espérer autre chose qu'une loi approchée et n'est-ce pas là la raison des discussions si nombreuses qui eurent lieu entre des physiologistes aussi distingués que Hermann, Hoorweg, Weiss et Cluzet?

La loi d'Hoorweg est obtenue par intégration d'une excitation élémentaire pour toute la durée de la décharge des condensateurs. L'intégration est-elle possible dans des limites quelconques, et surtout toute la durée de la décharge est-elle utile ou bien une fraction seulement, comme le veut Cluzet?

Il est en tout cas certain que cette formule simple est, comme nous le verrons, en accord sur bien des points avec la formule de Weiss, et qu'il y a tout lieu de la considérer tout au moins comme étant sinon une loi d'excitation, du moins une règle s'appliquant au cas de la décharge des condensateurs.

Un condensateur de capacité C, chargé au potentiel V et fermé sur une résistance R après un temps de fermeture t, possède une intensité i

$$i = \frac{V}{R} e^{-\frac{t}{RC}}$$

entre $t = 0$ et $t = \infty$

$$\gamma = \alpha \int_0^{\infty} \frac{V}{R} e^{-t\left(\frac{1}{RC} + \beta\right)} dt$$

$$\gamma = \frac{\alpha VC}{1 + \beta RC}$$

formule qui est identique à l'expression empirique d'Hoorweg. Leur identification donne $\alpha = \frac{1}{b}$ $\beta = \frac{a}{b}$

V et C varient en sens contraire, si C croît de o à ∞, V décroît de ∞ à aR.

Il y a donc un potentiel de charge aR au-dessous duquel toute excitation est inefficace, quelle que soit la capacité. Il y a, de ce fait, une partie inactive dans la décharge, conformément aux idées de M. Dubois.

Considérons la courbe représentée par $VC = aRC + b$, où VC et RC sont des variables, on obtient une droite dont l'ordonnée à l'origine est b; elle correspond à $RC = o$, c'est-à-dire $R = o$ ou $C = o$.

pour $R = o$ $\gamma = \alpha$ VC

pour $C = o$ $\gamma = o$.

Quand la durée de la décharge croît, i décroît et tend vers zéro quand t augmente indéfiniment : c'est évidemment là une difficulté apportée au calcul de t.

Si q est la charge initiale du condensateur, q' sa charge après t minutes; la charge q'' restant après t' minutes est donnée par la relation :

$$t \log_e \frac{q}{q'} = t' \log_e \frac{q}{q''}$$

qui à notre avis est à retenir dans le calcul de la durée totale de décharge des condensateurs, comme permettant d'évaluer par les mesures des charges les durées de décharge.

Cluzet, en 1905, publie une remarquable étude sur l'excitabilité des nerfs par décharges de condensateur. Sa loi nous retiendra seule dans ce chapitre; nous aurons, par la suite, à relater les controverses de cet auteur, partisan de la loi de Weiss dans toute sa généralité, et de M. et Mme Lapicque, en particulier.

La formule d'Hoorweg serait identique à la loi de Weiss $q = a + bt$ étudiée dans le chapitre suivant.

Pour Cluzet, la loi de Weiss, seule, est le résultat d'expériences; les autres lois renferment une part plus ou moins grande d'hypothèses.

Aussi, est-ce la loi de Weiss que Cluzet applique à la décharge des condensateurs.

Dans une décharge de condensateur de durée t, la quantité d'électricité mise en jeu est donnée par

$$i_0 \int_0^t e^{-\frac{t}{RC}} dt = i_0 \, RC \left(1 - e^{-\frac{t}{RC}}\right)$$

R étant la résistance du circuit sans self induction, C la capacité du condensateur, i_0 l'intensité constante,

or la quantité d'électricité est $a + bt$:

$$\text{donc } i_0 \, RC \left(1 - e^{-\frac{t}{RC}}\right) = a + bt$$

qui donne V_0 étant le potentiel initial, V le potentiel au bout du temps t,

$$C (V_0 - V) = q_0 - q = a + bt \text{ ou } V = V_0 \, e^{-\frac{t}{RC}}$$

$q_0 - q$ étant la quantité d'électricité écoulée pendant t, q la quantité résiduelle, q_0 la charge initiale

$$\text{or } t = RC \log_e \frac{V_0}{V}$$

par conséquent

$$q_0 - q = a + b \, RC \log_e \frac{V_0}{V}$$

remarquant que

$$y = a + bt \text{ est tangente à } y_1 = V_0 C \left(1 - e^{-\frac{t}{RC}}\right)$$

on trouve

$$b = \frac{V_0}{R} e^{-\frac{t}{RC}}$$

$$t = RC \log_e \frac{V_0}{bR}$$

$$V = bR$$

$q = C(V_0 - bR)$ quantité d'électricité utilisée, et la loi de Weiss devient :

$$C\ (V_0 - bR) = a + b\ RC \log_e \frac{V_0}{bR}$$

dans le cas des décharges de condensateur.

De multiples conséquences sont tirées de cette loi. Nous ne pouvons que les résumer :

bR représente le potentiel de charge au-dessous duquel toutes les décharges sont inefficaces quelle que soit la capacité.

Dans la décharge d'un condensateur, il y a une partie active et une partie inactive; la durée de la partie active est égale à $RC \log_e \frac{V_0}{bR}$

Le coefficient a de Weiss représente la quantité d'électricité utilisée dans une décharge de condensateur de capacité nulle, chargé à un potentiel infiniment grand.

L'énergie déterminant le seuil de l'excitation décroît d'abord pour croître ensuite, résultat conforme à l'opinion d'Hoorweg de l'existence d'un minimum d'énergie.

La quantité d'électricité décroît constamment jusqu'à a quand le potentiel croît du seuil bR à l'infini.

Le rapport de la quantité totale d'électricité à la quantité utilisée est d'autant plus voisin de l'unité que la capacité est plus petite.

Le rapport de l'énergie totale à l'énergie utilisée varie de façon analogue au rapport précédent.

Entre les limites de capacité 0,0001 et 0,05 microfarad pour le sciatique de grenouille, 0,004 et 0,1 pour l'homme on peut affirmer l'exactitude de la loi et en particulier celle du seuil de l'excitation répondant au potentiel bR.

Il y a des différences individuelles d'excitabilité, et chez l'homme normal a varie de 0,1 à 0,6 microcoulomb, b entre 700 et 1300 microampères.

La durée d'excitation de la décharge correspondant au minimum d'énergie totale a pour valeur $\frac{a}{b}$, la durée correspondant au minimum d'énergie utilisée est $1{,}267\,\frac{a}{b}$.

Ce rapport $\frac{a}{b}$ est constant pour un nerf déterminé ; il caractérise l'excitabilité du nerf; il est voisin de 0,0002.

Le produit RC donnant le seuil avec le minimum d'énergie est égal, à une constante près, à la durée d'excitation correspondant au minimum d'énergie; ce produit constitue avec cette durée d'excitation la vraie « caractéristique » de l'excitabilité d'un nerf.

La description des appareils ne saurait nous retenir dans une étude théorique, et les calculs parfaitement conduits amènent à des conclusions indiscutables, si l'on admet que la loi de Weiss est vérifiée, ainsi que l'a fait l'auteur, en employant comme moyen d'excitation des nerfs et des muscles à travers la peau, soit sur la grenouille, soit sur l'homme, des décharges de condensateur; Cluzet indique que la vérification a été aussi satisfaisante que possible et donne comme formule d'excitation

$$q = 24 + 22\ t.$$

En 1902 enfin, dans une étude sur les nerfs à l'état pathologique, Cluzet indique que la loi de Weiss est encore applicable, seuls les coefficients a et b diminuent, ayant leur valeur minimum lorsque l'électrode différenciée est positive en excitation unipolaire.

CHAPITRE III

La loi de Weiss

Au lieu de prendre la caractéristique de d'Arsonval, Weiss montre que nombre de résultats sont en faveur d'une caractéristique d'excitation $i = f(t)$; en particulier mérite d'être signalé que dans le cas de décharge des condensateurs

$$i = \frac{V}{R} e^{-\frac{t}{RC}}$$

si $\frac{V}{R}$ et RC restent constants, on ne change en rien à la loi de i et l'expérience fait voir que l'on obtient la même contraction, que l'on agisse d'ailleurs sur le nerf ou sur le muscle.

D'Arsonval essaya de réfuter cette loi en prétendant qu'un courant constant à intensité égale produisait des effets différents suivant la force électromotrice employée.

La courbe $i = f(t)$ donne lieu à considérer :

1° Le coefficient angulaire de la tangente $\frac{di}{dt}$ qui représente la variation de l'intensité du courant.

2° L'aire comprise entre la courbe, l'axe des abcisses et deux ordonnées et qui représente la quantité d'électricité en jeu.

Restait à déterminer $f(t)$. Weiss disait en 1898 que,

suivant les cas, divers facteurs : force électromotrice, résistance, capacité, self induction..., peuvent prendre une importance prédominante sans que les résultats opposés en apparence puissent démontrer l'inexactitude d'une loi d'excitation.

En 1901, Weiss montre que cette quantité d'électricité est l'unique facteur de l'excitation. Ayant déterminé l'intensité juste nécessaire, pour une durée donnée, à la production d'une excitation, il pratique une coupure qui fournit deux ondes de durée totale moindre que celle de l'onde unique : dans ce cas aucune réponse, ce qui permet de conclure que l'excitation n'est pas due à une variation de potentiel.

Si la durée totale de passage de deux ondes provenant d'une coupure est égale à celle de l'onde unique, le seuil de l'excitation s'élève.

Le seuil de l'excitation s'élève d'autant plus qu'il y a une plus grande fréquence d'ondes ; de là cette conclusion que, dans le cas de très grandes fréquences, de très hauts voltages ne permettent nullement d'atteindre le seuil de l'excitation.

L'intensité se mesure au voltmètre ; en expériences successives, la résistance du circuit ne change pas, la force électromotrice est proportionnelle à l'intensité, la quantité d'électricité varie, à un facteur près, comme la force électromotrice, l'énergie comme son carré.

Donc, pour une durée maintenue fixe, il faut même quantité d'électricité pour obtenir l'excitation minima : $q = Et$ à un facteur constant près ; l'expérience montre que le seuil de l'excitation ne se conserve pas, d'où cette formule fondamentale qui donne la quantité d'électricité

nécessaire à l'excitation minima d'un nerf en fonction de la durée de l'excitation.

$$q = a + bt$$

et pour laquelle Weiss ajoute :

« Tout semble se passer comme si pour un nerf (ou un muscle) au seuil de l'excitation il fallait produire un effet exigeant une certaine quantité d'électricité et que, pendant la durée de l'action, il se produisait un phénomène de retour à l'état primitif qu'il faille combattre sans cesse par une dépense complémentaire ».

Se servant des expressions d'Hering, on peut dire :

« La désassimulation nécessaire pour exciter les nerfs exige la dépense d'une quantité d'électricité a, mais pendant le temps t de l'excitation se produit une assimilation qui est combattue par une dépense d'électricité b par unité de temps. »

Weiss pense que si une durée minimale d'excitation existe, elle est inférieure à 0″0001. Il y a une durée d'excitation plus favorable donnant le seuil de l'excitation et correspondant à une dépense d'énergie minima, cette durée d'ailleurs variable avec les conditions de l'expérience, est d'environ 0″0006.

Pour des ondes de même durée l'optimum d'excitabilité d'un nerf a lieu lorsque les électrodes appliquées sur le nerf sont distantes de 10 millimètres, que le produit RC (ohms et microfarads) est de 560 environ et que la durée de passage est 0″0006; dans ce cas, l'excitation est liée à la quantité d'électricité et non à la quantité d'énergie dépensée.

Les coefficients a et b sont liés aux conditions de l'expé-

rience; leur variation, en particulier celle de b, permet à Weiss de soutenir la légitimité de sa formule, quand Lapicque soutient cette loi applicable seulement à une seule espèce d'onde, à une seule espèce de nerfs et dans un intervalle très limité, ne pouvant être mise en parallèle avec la loi de Gay-Lussac par exemple $V = V_0 (1 + \alpha t)$, dans laquelle il y a lieu d'étudier les variations de α.

Si le courant est constant $q = it$ et la loi de Weiss s'écrit $i = \frac{a}{t} + b$, l'intensité minimale est d'autant plus grande que le temps de fermeture est plus court; d'autre part, à une durée infiniment grande de passage du courant correspond une intensité infiniment petite. Ces faits qui furent l'objet de critiques et qui sont contredits par l'expérience, s'expliquent par la nécessité de la quantité d'électricité a devant tomber dans une période latente et par celle égale à b pour combattre la désassimilation.

Hoorweg estime que la loi de Weiss est identique à la sienne,

$$V = aR + \frac{b}{C}$$

de sorte que la loi élémentaire de l'excitation

$$\varepsilon = \alpha\, ie^{-\beta t}$$ serait générale.

Sans hypothèse, comme le dit d'ailleurs Lapicque, les formules d'Hoorweg et Weiss peuvent s'identifier, puisque

$$VC = aRC + b$$

contient le facteur RC qui, en décharge de condensateur, est à un facteur près un temps,

$$t = RC \log_e \frac{V_0}{V}$$

Weiss n'admet pas cette identité, et à l'appui de cette thèse, il indique entre autre que la formule empirique d'Hoorweg est déduite d'une loi d'excitation élémentaire qu'aucune preuve n'indique comme devant être générale; vérifiée pour certaines expériences, elle ne le serait plus pour d'autres; en définitive, dit M. Weiss, « la formule d'Hoorweg ne s'applique qu'au cas de condensateurs, la mienne s'applique à toutes les décharges de durée inférieure à la période latente ».

Ayant pour objet l'étude de l'excitation en onde unique, le dispositif employé est le suivant :

Un distributeur de potentiel est relié à deux points A et B. Le nerf à expérimenter est relié d'une part à B, d'autre part au point D qui, par intermédiaire d'un fil CD, communique par CA avec A. La résistance de AB étant pratiquement nulle, tout le courant passe par AB. Si l'on rompt AB, le courant passe par le nerf jusqu'au moment de la rupture de CD.

Les ruptures de AB et CD sont produites par la balle d'une carabine à acide carbonique liquide dont la vitesse est de 130 mètres à la seconde, de telle sorte que 1 mètre d'écartement des fils AB et CD correspond à une durée de 0″000077. En fermant le circuit sur un galvanomètre Thomson à self très élevée, l'expérience montre que la période d'état variable est négligeable; il n'y a aucun retard dans l'établissement du courant.

Voulant étudier l'excitation électrique du nerf par ondes très courtes de sens inverse, un distributeur de potentiel est fermé sur un pont de Wheastone de côtés AB, BC, CD, DA, sur lesquels sont intercalés respectivement une résistance r, une résistance r' et un fil de rupture 1, une résis-

tance b, une résistance a; de diagonale BD sur laquelle est intercalée le nerf n et un fil de rupture 2. Les sommets A et C du pont communiquent avec la source, ce circuit portant en dérivation une rupture 3.

Si le circuit est fermé en 1, 2, 3, toute la charge passe par 3. Par rupture en 3, le courant est lancé dans le pont; par rupture en 1, le courant est inversé et par rupture en 2, le courant cesse de passer dans le nerf.

Une onde inverse ne retranche pas son effet de celui d'une onde efficace précédente ou suivante; il y a seulement une légère perturbation au moment du changement du sens du courant, et qu'il est aisé d'interpréter en tant que phénomène physiologique lié au mode d'action de l'électricité sur le nerf.

Weiss est arrivé à considérer le terme bt comme ne pouvant être qu'une première approximation, le processus de retour à l'état initial ne doit pas être constant, mais plutôt, d'après Lapicque, fonction de la perturbation déjà produite, car alors il faudrait supposer un processus existant avant l'excitation, qui tout en s'opposant à elle, ne subirait en rien son influence, ce qui est *a priori* inexact.

Reprenons le raisonnement qui conduit Lapicque à demander rectification ou rejet de la loi de Weiss :

Supposons $Vt = a + bt$ valable pour un temps t et exacte par extrapolation pour un temps $t = 10\,\frac{a}{q}$ par exemple

$$V = \frac{a}{t} + b = b + \frac{1}{10}\,b$$

et pour une durée double

$$V = b + \frac{1}{20} b$$

le voltage n'est plus abaissé que de 5%, c'est-à-dire d'une valeur voisine des erreurs expérimentales. Ce résultat est en contradiction avec les résultats expérimentaux : il y a un écart entre le voltage liminaire pour un passage de courant très long et la valeur b.

Après avoir rappelé que, dans les limites de ses expériences, l'approximation formée par l'introduction du terme bt est suffisante, Weiss, guidé par l'idée qu'il se fait de l'excitation électrique, pense que des termes correctifs sont à rechercher de la forme t^2 ou même t^3.

Il n'y a pas lieu de rechercher une loi de la forme $q = a + bt - ct^2$, car si la valeur de q est réelle quel que soit t, la courbe représentative, une parabole, s'éloigne rapidement de la droite $q = a + bt$.

La considération d'une formule $q = f(t, t^2, t^3)$ ne conduit à aucun résultat.

A l'état pathologique, les nerfs suivent encore la loi de Weiss, les coefficients a et b seuls changent de valeur. L'étude de ces coefficients est intéressante dans les examens électriques de malades, puisqu'en effet la formule $q = a + bt$ est applicable à l'homme. Suivant les applications sur un même nerf d'une ou l'autre des électrodes + ou —

$$q = a + bt$$
$$q = a' + b't$$

ce sont deux droites qui se coupent en un point correspondant à un temps 0. L'étude de la durée d'excitation minima sur un malade comparée à 0 permet de conclure à l'action prédominante d'un pôle sur l'autre et met en évidence la réaction de dégénérescence.

CHAPITRE IV

La théorie de M. et Mme Lapicque apportant un facteur correctif à la loi de Weiss

C'est à la suite de recherches sur les muscles lents d'invertébrés que, guidés par les précédentes considérations sur l'inexactitude de la loi de Weiss, dans certains cas tout au moins, M. et Mme Lapicque établissent que les résultats expérimentaux peuvent être représentés en supposant que la quantité nécessaire au seuil de l'excitation est celle fournie par la loi de Weiss diminuée d'une quantité proportionnelle à la force électromotrice.

$$q = \alpha + \beta t - \gamma V$$

toute bonne formule étant celle qui fournit une courbe située au-dessous de la droite $q = a + bt$, concave vers l'axe des t qui a pour asymptote cette droite et qui, pour des temps courts, s'en écarte plus ou moins suivant les propriétés physico-biologiques des tissus en expérimentation.

Dans les expériences de Mme Lapicque sur la pince de *Carcinus mœnas*, par exemple, explorant la région voisine de l'origine des temps, la courbe $q = f(t)$ s'infléchit de plus en plus sur l'axe des t et vers l'origine, ce qui, d'après

l'auteur, ne peut s'expliquer que par polarisation des électrodes, ce phénomène n'ayant d'autre effet que d'éloigner la courbe de son asymptote vers l'axe des quantités.

Mme Lapicque conclut ainsi :

« Nous pensons que la formule de Weiss est une expression abrégée de la loi d'excitation, à cause de la très grande rapidité propre de l'objet d'expérimentation pour lequel, malgré la délicatesse de son instrumentation, les durées n'étaient pas assez petites. »

L'interrupteur balistique de Weiss est remplacé par un interrupteur à poids permettant d'obtenir des durées de passage de courant beaucoup plus longues.

Les inconvénients de polarisation des électrodes sont réduits au minimum, et bien que plusieurs causes d'erreurs puissent être invoquées, quant au procédé d'expérimentation, il faut reconnaître que ces expériences effectuées sur muscles lents ont la valeur de celles de Weiss sur muscles rapides.

Bon nombre d'électro-physiologistes ont cherché à obtenir des électrodes impolarisables, celles-ci, tout au moins solides, n'existent vraiment pas ; Brochet montre que deux fils de Cu plongés dans une solution de SO_4Cu présentent toujours une différence de potentiel très nette, la tension de polarisation est la somme de deux tensions : une tension anodique et une tension cathodique.

L'étude de Mme Lapicque porte sur l'excitation par passage de courants d'induction, de courants constants et de décharges de condensateur.

Dans ces deux derniers cas, pour des temps relativement longs, la formule de Weiss traduit assez bien la relation expérimentale, mais lorsqu'on se rapproche de l'origine,

la courbe cesse d'avoir l'allure d'une droite pour s'infléchir vers le zéro.

Quant au minimum d'énergie de Weiss qui a lieu pour

$$t = \frac{a}{b} \text{ auquel cas } q = a + a = 2\,a$$

il n'existe plus, comme l'ont montré les expériences.

Le rapport $\frac{a}{b}$ caractéristique de l'excitabilité d'un tissu rapide doit être remplacé par le rapport $\frac{\alpha - \beta\gamma}{\beta}$ dans le cas des tissus lents, c'est au voisinage du minimum d'énergie qu'il y a lieu de se placer pour l'étude de l'excitabilité.

Il est certain que, si la loi de Weiss est exacte pour des durées relativement longues, en cas de muscles rapides en particulier, celle de Mme Lapicque apporte une modification permettant la généralisation de la première au cas de muscles lents. Se pourrait-il que l'élément lent soit composé de substances qui, prises à part, aient pour loi d'excitation une droite? Mme Lapicque, tout en citant les travaux de Bottazzi au sujet de la constitution de la substance musculaire, estime que, malgré tout, ce fait ne saurait entrer en ligne de compte; cependant, n'est-il pas tentant de songer à la facilité avec laquelle on peut obtenir une courbe telle que celle de Lapicque, en la considérant comme enveloppe d'une droite. Un muscle lent peut-il être assimilé, aux points de vue chimique et biologique, à un muscle rapide? C'est là une question qui ne paraît pas avoir été résolue.

A propos de l'excitation par décharges de condensateur, les formules d'Hoorweg et de Cluzet sont rejetées par Mme et M. Lapicque, la première pour être identique à celle de

Weiss ou RC = t, la seconde pour avoir un terme correctif $f(V) > o$, alors que la courbe expérimentale q fonction de t doit comprendre la quantité fournie par la loi linéaire, moins une certaine fonction de V.

La loi d'Hoorweg s'écrit en effet

$$CV = a\,RC + b \text{ qui donne } q = at + b$$

et la loi de Cluzet :

$$C(V - b) = a + bC \log_e \frac{V}{b}$$

qui donne bien $CV = a + bC + f(V)$, tandis que la loi de Mme Lapicque est $CV = a + bC - gV$.

Cependant Hoorweg prétend que ses résultats sont exacts; ceux de M. et Mme Lapicque tiendraient à une erreur, la résistance serait plus faible que celle qu'ils ont trouvée, et par conséquent l'intensité plus forte, les électrodes seraient en cause.

Cluzet, de son côté, affirme que la formule de Lapicque est inexacte ou du moins n'est qu'approchée, car toute la décharge n'est pas employée à l'excitation, et, dans ce cas, on ne saurait remplacer q par CV et t par C.

Nous ne voulons citer les arguments de Lapicque qui tendent à réfuter les assertions de ces deux auteurs : il nous suffira de citer leurs conclusions :

Cluzet maintient en 1907 sa formule d'excitation par décharges de condensateur et la considère comme pratiquement exacte et comme étant « actuellement » la plus rapprochée de la vérité.

Tout en reconnaissant que le coefficient de la formule de Weiss et de la sienne est notablement plus petit que l'intensité du courant continu donnant le seuil, il n'est pas

possible de dire que ces deux formules sont inexactes, mais simplement conclure que leur application doit être limitée à une durée d'action finie.

Il n'y a aucune raison valable de rejeter la loi de Weiss.

Dans l'application de ces deux formules, les résultats obtenus sont pratiquement exacts.

La même année, Lapicque écrit :

M. Weiss a renoncé à défendre sa formule ; de ses travaux il reste :

1° Le rhéotome balistique ;

2° Des expériences fort exactes dont les chiffres peuvent toujours être utilisés ;

3° La découverte que la quantité est le facteur essentiel de l'excitation.

De M. Cluzet ne reste que ce fait :

Dans les décharges de condensateur un peu longues, la fin est inutile pour l'excitation.

La loi de Weiss, établie pour des ondes rectangulaires inférieures à 0″004, il était intéressant de rechercher jusqu'à quelle valeur de t la formule $Q = a + bt$ s'applique, v étant le voltage correspondant au seuil de l'excitation ; dans le cas d'ondes de plus en plus grandes, $t = \frac{a}{v - b}$ est cette durée limite ; à partir de cette durée, les effets doivent être identiques, et c'est ainsi que Cluzet, en 1908, indique une fois de plus que la loi de Weiss apparaît générale, si l'on a soin de considérer, non pas la durée de passage du courant, mais la durée d'action du courant. La durée limite a une valeur comprise entre 0″001 et 0″004.

C'est une période réfractaire pendant laquelle l'excitant peut produire son effet, au bout de laquelle toute action est

soit nulle ou inutile; malgré toute sa vraisemblance, elle est niée par Lapicque dans une étude sur une onde d'intensité progressivement croissante. Dans son expérience, il est nécessaire de laisser agir l'électricité pendant plus de 0″02 pour obtenir le seuil de l'excitation.

Il est certain qu'une portion de l'énergie électrique seule est utile dans l'excitation par décharge de condensateur, elle tombe dans la période critique; en cas de courant constant, l'hypothèse de l'accomodation à l'excitation explique qu'à un lent accroissement d'intensité ne correspond pas d'excitation.

Dès 1901, nous l'avons dit, Weiss estimait que le rapport $\frac{a}{b}$ était un facteur de premier ordre de l'excitation, caractéristique d'un tissu dont les propriétés sont connues, si l'on a déterminé a et b; cependant Weiss pensait que $\frac{a}{b}$ variait avec les conditions de l'expérinece.

C'est à la Société de Biologie, le 24 juillet 1909, que M. Lapicque expose ses conceptions de l'excitabilité physiologique d'un tissu : nous reviendrons sur cette question.

CHAPITRE V

L'excitation électrique dans ses rapports avec les phénomènes de polarisation électrolytique.

Les nerfs et les muscles qui répondent en particulier à une excitation électrique fonctionnent en tant que matière organisée, dont la constitution intime, loin d'être connue, n'est pas sans être influente sur le phénomène. Nous sommes bien moins renseignés encore que sur la constitution des matières albuminoïdes, c'est ce qui explique pourquoi la raison intime de bien des manifestations, excitations ou sensations nous échappe et pourquoi nous sommes le plus souvent réduits à des approximations.

Entre toutes les propriétés de la substance vivante, il faut retenir sa grande résistance électrique.

De ces considérations résulte l'importance qu'il faut attacher aux phénomènes d'électrolyse et de polarisation électrolytique dans la conception de l'excitabilité électrique.

L'excitation électrique peut-elle dépendre d'une action électrolytique? Telle est la question posée dès 1901 par Weiss, et qui estime qu'il n'y a pas lieu de rejeter une théorie de l'excitation basée sur l'électrolyse.

Ce n'est guère qu'en 1907 que Lapicque établit formel-

lement que la polarisation est la cause immédiate de l'excitation. Dans une première approximation, l'excitation d'un nerf peut être rapportée à une charge de condensateur ayant une fuite. Un circuit comprend une source à un potentiel V, un condensateur de capacité K portant en dérivation une résistance ρ très petite vis-à-vis d'une résistance R introduite dans le circuit. Le seuil de l'excitation est supposé atteint, quand le condensateur est chargé à un potentiel v.

La valeur maximale de l'intensité du courant $\frac{V}{R}$ est atteinte en un temps extrêmement court, puis elle décroît pour atteindre sa valeur définitive $\frac{V}{R+\rho}$ très voisine de la précédente; cette période très courte est considérée comme faisant partie du régime permanent.

Le calcul de v n'offre aucune difficulté, si l'on remarque que, dans le conducteur R, l'intensité $i = \frac{V - v}{R}$ que dans le conducteur ρ, $i' = \frac{v}{\rho}$ et que l'on a $K dv = i dt - i' dt$

on trouve $v = V \frac{\rho}{R+\rho} \left(1 - e^{-t \frac{R+\rho}{R \rho K}}\right)$

en posant $\alpha = v \frac{R+\rho}{\rho}$, $\beta = \frac{R \rho K}{R+\rho}$

on a $V = \frac{\alpha}{1 - e^{\frac{-t}{\beta}}}$

formule logarithmique qui n'est pas sans analogie avec la formule hyperbolique de Weiss $V = \frac{a}{t} + b$, mais qui diffère surtout pour des valeurs suffisamment grandes de t.

Dans une série d'expériences, Lapicque trouve des écarts

systématiques entre les résultats obtenus et ceux déduits de la formule, il ne voit là rien autre chose qu'une confirmation de son hypothèse; l'assimilation du phénomène d'excitation à une décharge de condensateur ne peut se faire, car on sait que pour établir entre les électrodes d'une cuve électrolytique quelconque une certaine tension électrique, il est absolument indispensable, ainsi que l'a démontré Blondlot, de fournir au préalable à cette cuve une certaine quantité d'électricité dépendant de la capacité de polarisation du système pouvant se mesurer au galvanomètre balistique.

Pour $t = \infty$ $V = \alpha$ qui est voisin de $\rho \frac{R}{\rho}$, ρ et ρ étant supposés constants, V et R varient dans le même sens.

β est l'inverse du facteur chronologique équivalent du rapport $\frac{a}{b}$ de Weiss.

Dans le cas du gastro-cnémien de grenouille, β est voisin de un millième de seconde et la relation $\frac{1}{1 - e^{-\frac{t}{\beta}}}$ montre que dès que $t = 3\beta$ dans l'approximation des expériences ordinaires, l'influence de la durée sur le voltage liminaire cesse d'être appréciable.

Pratiquement, $\beta = K\rho$ qui représente bien un temps, est à peu près constant, car la capacité et la résistance varient en sens inverse par rapport à la surface du contact de l'électrode sur le nerf. En définitive, β est un élément chronologique sensiblement constant indépendant du dispositif expérimental.

Lapicque termine en disant que la grande lacune de sa formule est sa non explication de l'inefficacité du courant

lentement croissant, en faisant prévoir que certaines corrections reconnues nécessaires rendront compte de ce fait.

Très concluantes sont ses expériences, basées sur les recherches d'Ostwald de 1890, mettant en évidence la relation de la polarisation et de l'excitation.

Suivant les concentrations des solutions employées de phosphate et de chlorure de chaux, la loi de polarisation de la membrane semi-perméable d'Ostwald est soit la loi de l'aplysie ou du crabe, soit la loi de la grenouille.

D'après Jacques Loeb, exciteraient les nerfs les sels qui précipitent Ca et Mg (fluorures, oxalates, citrates, carbonates...) ou diminuent leur concentration. Par contre, les sels de Na, Li n'excitent pas les nerfs.

Toutes ces recherches chimico-physiologiques vont à l'appui des théories possibles d'excitabilité basées sur les phénomènes électrolytiques, quand on y adjoint les travaux relatifs à la constitution des nerfs et des muscles entreprises tout récemment.

Les nerfs et les muscles seraient constitués de séries de cellules séparées par des parois hémiperméables; pour chacune d'entre elles, il y a lieu de considérer une polarisation, des changements de concentration en ions à ces parois; le seuil d'excitation d'un organe répondant à une certaine concentration ionique du bain électrolytique.

Nous remarquons cependant qu'il y a lieu de tenir compte, dans l'établissement d'une telle théorie, de la complexité de composition du tissu nerveux ou musculaire, s'il y a une proportion d'eau assez considérable, allant jusqu'à 80%, les substances organiques entrent pour une part beaucoup plus grande de 25 à 50%, que les sels minéraux tout au plus 1%.

Les corps qui ne donnent pas d'ions en solution sont ces composés organiques qui, ainsi que l'eau pure, sont mauvais conducteurs du courant et doivent donc avoir, il nous semble, une influence prépondérante dans une loi dont l'établissement a pour point de départ les lois de l'électrolyse. Néanmoins, il y a des ions en dissolution, et le dissolvant est l'eau qui est le liquide ayant le plus grand pouvoir de dissociation; Wiedemann, Lüdeking, et en particulier Arrhénius, étudient la variation de conductibilité des solutions aqueuses auxquelles ont été ajoutées des substances mauvaises conductrices, ce dernier indique la formule : $K = K_0 (1 - ax)^2$ ou K_0 se rapporte à la conductibilité de la solution aqueuse, et où x est le pourcentage en volume de la substance ajoutée.

Lorsqu'on applique aux électrodes d'un bain électrolytique une certaine différence de potentiel en l'intercalant dans un circuit électrique, il prend naissance au premier moment, les électrodes étant identiques, un courant dont l'intensité I : $I = \frac{E}{R + r}$; R étant la résistance du bain et r la résistance du circuit extérieur.

Cette valeur de l'intensité n'est que momentanée; on constate qu'elle diminue rapidement, parfois presque jusqu'à s'annuler et, sauf dans quelques cas exceptionnels, I peut augmenter. Qu'en résulte-t-il? il y a soit variation de résistance du bain, soit apparition d'une nouvelle force électromotrice; cette résistance de passage de nature particulière, dont l'hypothèse admise pendant longtemps est actuellement niée dans le cas d'électrolytes purs, c'est-à-dire exclusivement constitués par des solutions de sels, de bases ou d'acides minéraux ou organiques, peut-elle et

doit-elle être rejetée dans le cas de l'électrolyte complexe qu'est le nerf? C'est là, ce nous semble, une forte objection au calcul précédent de Lapicque.

La grandeur de la polarisation e est évidemment fonction de la force électromotrice E appliquée aux électrodes. Les recherches de Crova et Exner, en 1878, ont montré que e est égal au début à E, en valeur absolue mais du sens opposé, l'intensité I du courant qui passe dans l'électrolyte est donc nulle au début, puis au bout d'un certain temps, e devient inférieur à E et, à partir de ce moment, il a trouvé que la f. e. m. de polarisation e est égale à

$$e = A - Be^{-\alpha I}$$

A, B, α désignant des constantes.

Si nous posons que le seuil de l'excitation est atteint lorsque e a atteint au bout d'un temps t une valeur φ, on a

$$\varphi = A - Be^{-\alpha \frac{q}{t}}$$

Observons que si t tend vers zéro, φ tend vers A, et si t tend vers l'infini, φ tend vers A — B.
et remarquons que cette relation n'est pas sans analogie avec la formule précédente de Lapicque.

On sait que les ions chargés d'électricité par passage d'un courant de f. e. m. E ne cèdent pas immédiatement leurs charges aux électrodes, une force électromotrice de grandeur déterminée est nécessaire.

Sur chaque électrode il y a donc une double couche électrique et par suite tout électrolyte polarisé doit être regardé comme un condensateur de grande capacité, puisque la distance des charges est infiniment petite. On ne saurait assimiler un électrolyte à un simple condensateur.

La capacité d'un condensateur de forme et de dimensions connues, qui est une grandeur bien déterminée, est ici essentiellement variable et est fonction de la tension de polarisation.

Enfin, les phénomènes de dépolarisation peuvent-ils être laissés de côté, quand certains auteurs comme Sokolow pensent que la capacité de polarisation est bien inférieure à la capacité théorique.

Nous ne voulons entrer dans plus de détails, il nous paraît que le phénomène est réellement complexe, et l'on comprend aisément la raison pour laquelle la formule de Lapicque ne rend pas compte de l'inefficacité des courants lentement croissants.

CHAPITRE VI

Loi d'excitation de Nernst

Traube, de Vries, Pfeffer ont rendu compte clairement des phénomènes d'osmose des cellules végétales et animales, la cloison cellulaire jouant vis-à-vis certaines substances et par rapport au contenu cellulaire le rôle de la membrane semi-perméable telle qu'elle fut conçue dans les premières recherches de Dutrochet (1827-1835).

Il ne nous semble pas inutile de rappeler très rapidement les diverses étapes qui ont pu conduire à la conception d'une loi d'excitation des nerfs par application de la loi de Nernst.

Les substances dissoutes exercent une pression sur les parois, de nature particulière, la pression osmotique.

De nombreuses recherches établissent l'analogie des dissolutions et des gaz, les lois de Boyle-Mariotte, d'Avogadro, de Dalton, de Gay-Lussac s'appliquent, ces nouvelles lois, appelées lois osmotiques, sont formulées par Van't Hoff, et Planck établit une théorie thermodynamique des solutions diluées.

Une théorie de la diffusion est donnée par Fick. Soit s la section droite d'un vase cylindrique contenant une solution dont la concentration, variable avec la hauteur,

est à la hauteur x : $c = f(x)$ et la quantité q de substance dissoute qui traverse dans le temps t la section s est

$$q = - kst \frac{dc}{dx}$$

k étant le coefficient de diffusion.

D'après Nernst, il y a une force f qui sollicite une molécule-gramme qui se meut avec l'unité CGS de vitesse; dans une couche d'épaisseur dx se trouvent $csdx$ molécules-grammes qui se meuvent grâce à la différence de pression osmotique sur les deux faces de la tranche dx : sp et $s(p + dp)$.

Si p_o est la pression osmotique correspondant à la concentration unité

$$- s \frac{dp}{dx} dx = - sp_o \frac{dc}{dx} dx$$

une molécule gramme est sollicitée par la force

$$\frac{- sp_o \frac{dc}{dx} dx}{scdx} = - \frac{p_o}{c} \frac{dc}{dx}$$

$$f = - \frac{p_o}{c} \frac{dc}{dx}$$

Nernst conçoit le mécanisme de la diffusion dans les électrolytes ionisés de la façon suivante : La concentration d'une solution variant dans une direction x, la pression osmotique est fonction de x et sous cette action se produit un déplacement d'ions dans les deux sens : une diffusion.

Nous avons évalué la force, facteur du déplacement; mais, sous l'action de forces égales, les deux sortes d'ions se meuvent avec des vitesses telles que de leur inégalité

résulte un champ électrique qui tend à retarder les ions d'une catégorie, à accélérer les ions de l'autre catégorie. Sous l'action combinée de la pression osmotique et du champ électrique né de la diffusion, il y a mouvement des deux sortes d'ions des points de forte concentration vers ceux de moindre concentration.

On démontre en thermodynamique qu'une molécule-gramme de gaz qui passe de la pression P à la pression p, à température constante, fournit un travail

$$\mathcal{T} = \mathrm{RT} \log_e \frac{\mathrm{P}}{p}$$

T étant la température absolue, R la constante des gaz. R = 0,847 si $\mathcal{T}$ est exprimé en kilogrammètres.

Appliquant cette formule aux ions, le travail électrique fournit par une molécule-gramme du corps immergé à température constante est

$$\mathcal{T} = \mathrm{RT} \log_e \frac{\mathrm{P}}{p} \text{ kilogrammètres.}$$

qui donne la force électromotrice produite dans un système de conducteurs en contact : la formule de Nernst

$$\mathrm{E} = \frac{\mathrm{RT}}{\mathrm{Q}} \log_e \frac{\mathrm{P}}{p}$$

dans laquelle Q = 96537 $\times x$, x étant la valence de l'ion, formule qui donne la valeur de la tension électrique entre l'électrode et l'électrolyte, en fonction de la variation des pressions osmotiques P et p, c'est-à-dire en fonction des concentrations, si l'on admet que les tensions osmotiques sont proportionnelles aux concentrations c_1 et c_2

$$\mathrm{E} = \mathrm{K} \log_e \frac{c_1}{c_2}\text{ ; K étant une constante.}$$

Beaucoup de physiciens autorisés refusent à la théorie de Nernst sa généralité, en particulier Cachast (1908) a montré que la formule n'est exacte que si l'on peut supposer négligeable la chaleur de dilution de la solution. Pellat, par la mesure de différence de potentiel entre le mercure et des solutions de chlorure mercurique à différentes concentrations, a trouvé des résultats ne s'accordant en aucune façon avec la loi de Nernst. Il ne nous est pas possible d'envisager plus avant cette question, quitte à signaler dans la suite les objections qui ont été nombreuses, formulées à l'égard de la loi de Nernst, même dans ses applications physico-chimiques.

Il est en tout cas certain que nous sommes ici en présence de phénomènes sinon inconnus, du moins discutés, à l'étude, et qui offrent de la part des auteurs de multiples interprétations.

Nernst pense que le phénomène d'excitation peut être considéré comme une application de sa loi de diffusion des solutions, et qu'il s'agit d'une polarisation de membrane.

Il dit textuellement :

« Le courant transporte à la membrane une certaine quantité de sel, et il se produit simultanément, par suite de la diffusion, un déplacement de ce sel en sens inverse; le changement de concentration de la membrane résulte de la somme algébrique des effets opposés du courant et de la diffusion. Quand ce changement a atteint une certaine valeur, le seuil de l'excitation est atteint. »

Le changement de concentration c est donné par la formule

$$c = 2\,mi\sqrt{\frac{t}{D}}\,f\,(y)$$

t est le temps, i l'intensité du courant, m un facteur de proportionalité, D le coefficient de diffusion et y une variable.

$y = \frac{x}{2\sqrt{Dt}}$ dans laquelle x est la distance de l'électrode à la membrane et $f(y) = \frac{1}{2\sqrt{\pi}} e^{-y^2} - y \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{\infty} e^{-z^2} dz$.

Le seuil étant atteint quand c a une valeur déterminée et que $x = o$ ce qui donnait $f(y) = \frac{1}{2\sqrt{\pi}}$. Nernst formule la loi très simple :

$$i = \frac{K}{\sqrt{t}} \text{ où K est une constante}$$

$$K = \frac{c\sqrt{\pi D}}{m}$$

lorsque t croît, i tend vers zéro, la courbe représentative s'écarte continuellement de la courbe expérimentale et de la courbe logarithmique de Weiss. La loi d'excitation de Nernst n'est autre chose qu'une indication de recherches à faire dans le même sens; son approximation étant loin d'atteindre celle des lois précédemment étudiées.

M. Lapicque modifie avantageusement la formule de Nernst en admettant que seule doit être considérée la différence des valeurs de la concentration c_0 et c_1 au même instant en deux points séparés le long de l'axe longitudinal du nerf d'abscisse $x_0 = o$ et x_1 très voisin.

$$c_0 - c_1 = 2mi\sqrt{\frac{t}{D}}\left[\frac{1}{2\sqrt{\pi}} - f(y)\right]$$

qui donne

$i = \frac{K}{\sqrt{t}} \varphi(y)$; K étant une certaine constante, pour t petit

y est très grand, $f(y)$ est très petit, $\varphi(y)$ est voisin de 1.

Revenons à la formule de Nernst $E = K \log_e \frac{P}{p}$ dans laquelle K est une constante et où les pressions osmotiques sont, nous l'avons dit, supposées proportionnelles aux concentrations. Admettons, dans une première approximation, que les concentrations soient assez voisines pour que dans le développement de

$$K \log_e \frac{P}{p} = K \log_e \left(1 + \frac{P-p}{p}\right)$$

en série, on puisse négliger tous les termes, sauf le premier, on obtient :

$$E = K \log_e \frac{P}{p} = K \cdot \frac{P-p}{p}$$

c'est-à-dire $$dE = K \cdot \frac{dp}{p}$$

qui peut s'écrire dc, désignant l'accroissement de concentration.

$$dE = K \cdot \frac{dc}{p}$$

ou bien d'après la loi de Fick

$$dE = \frac{K'}{t} \frac{dc}{c}$$

et par réintégration

$$E = \frac{\alpha}{} \log_e c +$$

de la forme $E = \frac{a}{t} + b$ et qui n'est autre chose que la loi de Weiss.

Dans une approximation plus grande, la formule de Nernst donne le développement suivant :

$$E = K \cdot \log_e \left(1 + \frac{P-p}{p}\right) = K\left[\frac{P-p}{p} - \frac{1}{2}\left(\frac{P-p}{p}\right)^2\right]$$

$$E = K \cdot \frac{P-p}{p} - \frac{K}{2}\left(\frac{P-p}{p}\right)^2$$

et qui conduit à la loi précédente, de laquelle il faut retrancher une quantité proportionnelle au carré de $\frac{dp}{p}$, c'est-à-dire proportionnelle au carré de dE, ou bien proportionnelle à $dE \times \frac{1}{t}$ parce que $dE = \frac{1}{t} \times$ constante et par conséquent

$$E = \frac{a}{t} + b - \eta \frac{E}{t}$$

ou

$$Q = a + bt - \eta V$$

qui n'est autre que la formule de M^me^ Lapicque, les constantes a b η ayant d'autres significations et, selon toute vraisemblance, des valeurs différentes.

En 1909 et 1910, MM. Lapicque et Petetin étudient, en vue de la théorie physique de l'excitation, un modèle de polarisation hydraulique. Lapicque pose comme hypothèse que « ce qui compte pour l'excitation, c'est le rapport des concentrations en deux points de l'électrode séparés par un intervalle donné ». Si c est la concentration initiale, c_0 le changement de concentration en fonction du temps pour l'abscisse $x = o$, c_x le changement pour l'abscisse x l'expression $R = \frac{c_0}{c_x}$ représente la marche chronologique des phénomènes d'excitation.

Cette fonction passe par un maximum qui dépend

de x; si le seuil n'a pas été atteint au moment du maximum, toute prolongation de courant est sans effet, ainsi s'explique le seuil de l'excitation et le fait que, dans le courant de *base*, une portion initiale seule est à considérer.

Il est aisé d'avoir la valeur de R correspondant aux diverses valeurs de l'intensité proportionnelle à la concentration pour des valeurs diverses de t et une valeur quelconque de x, et graphiquement il est possible, ainsi que le montre Lapicque, de trouver la durée pour laquelle l'intensité minimum correspondante est nécessaire à l'excitation.

La fonction R passe par un maximum; en courant croissant, il y a une pente de courant pour laquelle ce maximum pour une valeur de x déterminée est égal au maximum de R produit par un courant brusque : pour toute pente plus faible, x restant le même le courant liminaire ne produit jamais qu'une valeur plus faible pour R.

C'est sur l'identification probable, dont nous avons déjà parlé, des phénomènes de diffusion des liquides, de propagation de la chaleur dans une tranche théorique, de distribution hydraulique dans les tubes capillaires que M. Lapicque, par l'emploi d'un appareil hydraulique, a pu conclure que « la cause prochaine de l'excitation électrique réside dans une polarisation » et que « la condition quantitative de l'excitation repose sur une différence de concentration en deux points à une certaine distance ». Et, il faut le reconnaître, cette théorie rend compte de bien des faits qui jusqu'alors échappaient à toute explication; en particulier, elle fait prévoir qu'un courant à croissance logarithmique est moins efficace dans le même temps qu'un courant à croissance linéaire; elle montre qu'un

courant constant n'a plus d'action au bout d'un certain temps et qu'un courant progressif est moins efficace qu'un courant brusque.

Ces considérations sont déduites des lois de Fick et de Poiseulle. Cette dernière loi donne le volume q de liquide qui passe dans un temps t à travers une section de rayon R,

$$q = \frac{\pi p}{8 \eta l} R^4 t$$

$\frac{p}{l}$ étant la diminution de pression dans le tube par unité de longueur dans le sens du mouvement du liquide; pour un temps très court on a évidemment

$$\frac{dq}{dt} = k \frac{dp}{dl}$$

ce n'est là encore qu'une première approximation, puisque la loi de Poiseulle est plus exactement :

$$q = \frac{\pi p}{8 \eta l} (R^4 + 4 \gamma R^3) t$$

dans laquelle η et γ sont les coefficients de frottement et de glissement. Mais η en particulier est défini par la relation $f = \eta s \frac{dv}{dx}$ dans laquelle f est la force qui retarde le mouvement d'une section s de liquide dont la variation de vitesse est mesurée sur une droite x normale à s. D'ailleurs, si t et t' sont la durée d'écoulement d'une même quantité de deux liquides dans les mêmes conditions expérimentales, la relation de Poiseulle donne

$$\frac{\eta}{\eta'} = \frac{t}{t'}$$

en définitive η est un coefficient fonction de t, qui est déter-

miné par la loi de Poiseulle elle-même; ce coefficient est approché; d'autant plus, si on admet avec Hagenbach la nécessité d'adjoindre un terme à η dans le cas des grandes vitesses d'écoulement.

$$\eta = \frac{\pi p R^4}{8ql} t - \frac{q\delta}{2\frac{10}{3}\pi gl}$$

δ étant la densité du liquide, $g = 981$ unités CGS d'accélération.

Rappelons encore que le coefficient η varie tout au moins avec la température t, plusieurs formules empiriques ont été proposées de la forme

$\eta = Ae^{-Bt}$, A, B et C étant des constantes.

$\eta = \frac{A}{T} + B + CT$, T étant la température absolue.

Aussi il nous semble que les variations relativement considérables du coefficient de frottement, du frottement par la dissociation, sa relation avec la résistance électrique des solutions, sont autant de difficultés qui surgissent dans l'application pratique de la loi de Poiseulle à un modèle hydraulique.

A. Eucken, en 1908, établit que les conséquences de la loi d'excitation de Nernst sont vérifiées par les expériences d'Hoorweg, Waller, Hermann, Cybulski et Zanietowski, et surtout par les déterminations précises de Lapicque.

Cependant Hoorweg prétend que la loi de Nernst n'a d'autre signification que de montrer qu'à une excitation minimale correspond une énergie constante, ce qui est contraire aux résultats de tous les auteurs: Hermann, Keith Lucas, en particulier. L'auteur pense que sa formule,

donnée dès 1891, correspond mieux aux expériences faites en 1910 par Henri Laugier et qu'elle s'accorde avec celle de Nernst dans certains cas tout au moins.

Keith Lucas, partant d'une nouvelle théorie mathématique du mode d'action des courants électriques, basée sur les changements de concentration ionique dans le muscle et le nerf pendant leur action, établie par Hill, montre que le facteur temps est fonction de la vitesse de diffusion des ions et de la distance entre les membranes, et observe qu'une chute de température facilite la concentration en ions en ralentissant la diffusion.

Cette dernière conclusion se déduit des relations citées plus haut, car en effet η coefficient de frottement ou viscosité croît avec la température et l'équation de Poiseulle montre que la quantité de liquide qui passe dans un temps donné décroît.

CHAPITRE VII

Substances colloïdales — Electrocapillarité en rapport avec l'excitation

Nous ne pouvons passer sous silence les recherches effectuées sur les solutions colloïdales.

Les solutions colloïdales diffusent lentement, se modifient en présence d'un champ électrique. Leur constitution est analogue à celle des fluides, de très petites particules invisibles au microscope étant subtituées aux molécules.

Hôber essaya, en 1910, sans succès toutefois, de vérifier à l'ultra-microscope que le processus d'excitation électrique est produit par un mouvement de granulès constitutives des colloïdes de la substance nerveuse.

Mêmes essais et insuccès de Wilke et Atzler en 1911.

Stübel, en 1912, constate par contre que sous la cathode, par excitation électrique, les mailles albuminoïdes de neurokératine qui entrent dans la constitution d'un nerf s'élargissent, et cela dès le début de l'action, ce qui écarte toute autre hypothèse que celle d'une modification de colloïdes, en particulier celle de la fatigue.

Les recherches sur ce sujet sont peu nombreuses, et cependant semblent dignes d'intérêt. L'hydratation des colloïdes organiques placés dans un champ électrique a été mise en évidence par E. Doumer, qui a pu mesurer la

quantité d'eau fixée, et qui souligne sa valeur relativement considérable par rapport à la quantité de gélatine purifiée par dialyse employée dans ses expériences.

Aussi Doumer pense-t-il que ce phénomène d'hydratation intervient dans les applications du courant sur un être vivant, et qu'il y a tout lieu de penser que l'étude de l'excitation est liée à l'étude de ces transformations de substances colloïdales sous l'influence du champ électrique.

A notre avis, la réponse efficace doit se produire dès que cette transformation a atteint une certaine valeur, fonction de la substance même du nerf et dans laquelle doivent intervenir la durée de passage du courant et la grandeur du champ produit.

Le problème est complexe, et nous ne pouvons songer à le résoudre; il est lié aux questions les plus délicates de l'hydrodynamique : il s'agit d'un fluide visqueux, milieu déformable auquel il ne peut être question, malgré quelques tentatives à ce sujet, d'appliquer les théories des liquides parfaits. Aussi, nous ne nous y arrêterons pas pour le moment, nous souvenant des paroles du professeur P. de Heen, de Liége, qui s'exprime ainsi en 1905 : « Il suffit de jeter un coup d'œil sur l'ensemble des recherches entreprises à l'aide de l'hypothèse corpusculaire pour se rendre compte des difficultés et des complications inextricables auxquelles elle conduit, bien que je me hâte de reconnaître que dans certains cas particuliers elle puisse être considérée comme équivalente à la vérité ».

La théorie osmotique des forces électromotrices permit à Nernst de donner une explication des phénomènes électrocapillaires qui se passent entre des électrodes de Hg et

un électrolyte. Y a-t-il une relation possible entre les phénomènes d'électro-capillarité et l'excitation? A notre connaissance, la question n'a pas été envisagée : elle ne paraît nullement invraisemblable quand on ne fait que poser le principe de l'équivalence entre le travail électrique dépensé et le travail mécanique recueilli, tel que l'ont fait Lippmann et Helmholtz, qui établissent leur équation

$$\frac{d\alpha}{dv} = -\delta$$

liant les variations de tension superficielle $d\alpha$, de potentiel dv et la densité électrique δ ; si q est la charge d'un élément s dont la densité est δ

$$\delta = \frac{q}{s}$$ et si i est l'intensité, r la résistance

$$i = \frac{v}{r} \qquad rdi = dv$$

par suite $$\frac{d\alpha}{dv} = \frac{d\alpha}{rdi} = -\frac{q}{s} = -\frac{it}{s}$$

d'où $$sd\alpha = -rtidi$$

intégrant $$s\alpha = -\frac{rt}{2}i^2 + c^{te}$$

pour $i = o$ la constante est nulle et posant

$$-\frac{2\,s\,\alpha}{r} = K$$

supposant que l'excitation a lieu pour une certaine valeur de la tension superficielle, on a

$$i = \frac{K}{\sqrt{t}}$$

on retrouve la loi d'excitation de Nernst avec une valeur différente de la constante.

CHAPITRE VIII

Excitants et sensations

Sans vouloir entrer dans les détails, puisque tel n'est pas notre but, nous voulons signaler les recherches qui tendent à l'établissement d'une loi de l'excitabilité des organes en général par un excitant physique : lumière, chaleur...

En 1912, Victor Henri et J. Larguier des Bancels signalent l'analogie des courbes qui lient la durée d'excitation et l'énergie correspondante :

1° Au seuil de la vision;

2° Au seuil de l'excitation nerveuse;

3° A une réaction photo chimique déterminée.

Il n'y a pas identité; mais la similitude attire surtout l'attention en ce qui concerne les courbes relatives aux processus chimiques et celles relatives à l'excitation due aux rayons ultra-violets.

Dans ce dernier cas, M^me^ et M. Victor Henri établissent les lois suivantes :

1° L'existence d'un seuil d'excitation;

2° Il y a une relation entre la durée d'irradiation et la proportion des rayons ultra-violets employés;

3° L'intensité du rayonnement n'est efficace que s'il est supérieur à une certaine limite;

4° La durée du seuil diminue lorsque l'intensité augmente;

5° Il y a un minimum d'énergie nécessaire à l'excitation;

6° Une excitation de durée inférieure au seuil détermine un effet qui continue encore à augmenter pendant un certain temps après la fin de l'excitation; cet effet disparaît graduellement.

Il y a addition totale directe dans le cas d'excitations très rapprochées, addition partielle dans le cas d'excitations suffisamment espacées, addition inefficace, pas de réaction dans le cas d'excitations trop espacées.

Dans ses recherches sur les sensations visuelles, A. Charpentier, étudiant la variation de la durée y, du temps perdu de l'excitation en fonction de son intensité, obtint une courbe à allure hyperbolique $y = \frac{a}{\sqrt{x}}$

A ce sujet, Henri Piéron, en 1912, se demande ce qui se passe au niveau des appareils périphériques lors de la transformation d'un stimulus externe en influx sensoriel et au niveau des centres corticaux pour la transformation en influx moteur. Il réfute à ce propos l'idée d'une conduction nerveuse accélérée par l'augmentation d'intensité de l'excitant.

Nous passons sous silence les résultats fournis par l'absorption de la lumière et les lois de distribution de la chaleur, pour en arriver aux études entreprises par MM. Victor Henri et Henri Piéron, qui établissent les relations entre la durée latente des sensations, l'intensité des excitations et les marges d'excitabilité dans le cas spécial de la gustation.

Tout d'abord une relation, analogue à celle de A. Charpentier, reliant la durée de latence y à l'intensité x de la sensation

$y = \frac{a}{x^{\alpha}} + k$ a, α étant deux constantes, k un temps fixe indépendant de l'intensité de l'excitation.

Dans le cas où $\alpha = 1$ la formule hyperbolique est bien analogue à la formule de Weiss.

De la valeur de α résulterait la différenciation des sensations selon la hauteur du seuil et la grandeur de la marge entre la sensation liminaire et la sensation maxima.

Ce fait est-il général? Henri Piéron établit que :

$\alpha = \frac{1}{3}$ pour les sensations visuelles.

$\alpha = 1$ pour les sensations tactiles.

$\alpha = \frac{1}{7}$ pour les sensations auditives et addition d'un terme $\frac{x^2}{b}$ au dénominateur.

L'auteur conclut ainsi :

« La rapidité de décroissance initiale des temps de latence des sensations en fonction de l'intensité croissante des excitations est relativement faible pour les sensations à grande marge d'excitabilité; elle est grande ou très grande pour les sensations à faible marge d'excitabilité. »

En parallèle à ces formules nous plaçons la loi de Nernst.

Victor Henri fit la même année une critique des divers facteurs de la loi de Piéron. Pour lui, y est un temps global d'excitation qui se décompose : 1° en une durée nécessaire à provoquer la sensation; 2° en un temps nécessaire à la transmission par voie centripète de la sensation; 3° en un temps nécessaire aux transformations de tous ordres aboutissant au mouvement. Selon lui, et cela nous paraît

bien évident, ce sont l'un ou l'autre ou plusieurs de ces temps qui l'emportent lorsqu'il s'agit des différentes sensations; et si on ajoute que, dans les cas de sensations gustatives ou même tactiles ou auditives, l'intensité d'excitation est difficilement mesurable, les formules données par Piéron se trouvent donc sujettes à erreurs. Il n'en est pas de même dans le cas de l'excitation lumineuse et de l'excitation électrique, et c'est de ce côté, croyons-nous, qu'en effet il y a lieu de rechercher les plus importantes analogies.

Henri Piéron réfute les arguments précédents : il voit en l'adjonction du terme k une explication aux erreurs apparentes de sa formule, mais néanmoins il ajoute :

« Il est bien certain que les lois dégagées sont des résultantes d'éléments complexes, puisque nous ne pouvons faire la part exacte en particulier du phénomène de la transformation périphérique et du phénomène de la sommation centrale : il y a là une analyse à tenter. »

Henri Piéron, tout récemment (nov. 1919) compare lorsque x varie, les valeurs obtenues pour y expérimentalement et en appliquant sa formule $y = \frac{a}{x^{\alpha}} + k$ au cas $\alpha = 2$ et la formule de Weiss. $y = \frac{a}{x - b}$ il conclut que dans le cas des sensations auditives, ainsi que dans le cas de sensations produites par des excitations diverses : gustative, de chaleur ou de froid cutané..... la loi de Weiss est des plus satisfaisante et s'applique en première approximation.

Que devons-nous conclure à la suite de ces quelques données, si ce n'est à la conception d'une loi unique d'excitation s'appliquant à toutes les sensations et à tous les organes.

Nous l'avons dit, l'appareil visuel est, parmi les organes des sens, peut-être le mieux connu quant à sa réaction aux ondes lumineuses, elles-mêmes très étudiées; l'analogie se poursuit très loin, quand on songe à la coexistence au repos d'un courant électrique rétinien et d'un courant de repos des nerfs et des muscles.

Quels sont les acteurs de toute la pièce? Nous avons insisté déjà sur le rôle des ions dans les manifestations d'ordre sensitivo-motrices; on connaît le rôle des ions libres dans l'organisme qui, grâce à leur valence différente, constituent un milieu propre aux besoins vitaux.

Nous sommes convaincus que l'action des ions, ici comme dans toutes les manifestations importantes de la vie, domine le phénomène de l'excitation électrique des nerfs et que c'est dans cette voie que doivent être dirigées les recherches nécessaires à l'établissement d'une loi sinon exacte, du moins approchée des sensations en général.

CHAPITRE IX

La Chronaxie — Ses propriétés Ses applications

Nous avons dit que dans la formule de Weiss

$$q = a + bt$$

qui donne le seuil pour une durée de passage t, les constantes a et b varient avec les conditions de l'expérience (résistance du circuit, densité du courant...), mais que le rapport $\frac{a}{b}$ est au contraire constant pour un muscle ou un nerf donné.

Ce rapport, dont la constance a été établie par M. Lapicque, a reçu de lui le nom de chronaxie.

Quel que soit le dispositif adopté, quelle que soit la valeur du seuil, la chronaxie reste invariable et caractérise l'excitabilité du muscle ou du nerf étudié.

Au point de vue physique, les quantités b et $\frac{a}{b}$ ont pour dimension la première une intensité, la seconde un temps, car la formule de Weiss s'écrit

$$\frac{q}{t} = i = b\left(1 + \frac{a}{bt}\right)$$

Nous allons voir rapidement comment Lapicque réalise

pratiquement la mesure de ce rapport caractéristique $\frac{a}{b}$ ou chronaxie.

Mesure de b. — La mesure de b, qu'il est nécessaire d'effectuer au préalable, est des plus simples. Il suffit de donner à t une valeur assez grande pour que dans la formule de Weiss qui peut s'écrire

$$i = \frac{q}{t} = \frac{a}{t} + b$$

le rapport $\frac{a}{t}$ devienne négligeable, auquel cas $b = i$; l'intensité devient égale à b.

b a donc pour expression la mesure de l'intensité, juste suffisante pour déterminer une réaction dans les conditions de l'expérience. C'est le seuil galvanique de l'électro-diagnostic classique. Lapicque lui a donné le nom de rhéobase. Ce seuil galvanique ou rhéobase, pratiquement obtenu par la fermeture d'une clef est, nous ne saurions trop le répéter, variable avec les conditions de l'expérience, d'où l'absolue nécessité en électrodiagnostic d'une comparaison entre le coté sain et le coté malade à chaque exploration.

Nous avons vu que si l'on donne à t une valeur égale à $10\,\frac{a}{b}$, $100\,\frac{a}{b}$..., la valeur de $i = \frac{v}{r} = \frac{a}{t} + b$ devient

$$b\left(1 + \frac{1}{10}\right), .. b\left(1 + \frac{1}{100}\right) \ldots$$

l'approximation des mesures physiologiques étant supposée égale à $1/10^{e}$, on conclut que pratiquement l'intensité reste constante dès que la durée de passage a atteint la valeur $10\,\frac{a}{b}$, qui représente 10 fois la chronaxie. Lapicque

désigne ce temps par T et l'appelle « temps utile ». C'est le temps minimum de passage du courant pour lequel le seuil est donné par l'intensité rhéobasique; pour des durées supérieures, le temps n'intervient plus ainsi que nous venons de l'établir, l'intensité ne varie plus.

Mais pour des durées inférieures, la loi de Weiss indique que l'intensité liminaire augmente quand la durée de passage du courant diminue. Ce qui fait l'intérêt de la notion de chronaxie, c'est, outre le fait capital de sa constance pour un muscle ou un nerf donné, l'intervention du facteur temps, totalement négligé dans les procédés les plus habituels de l'électrodiagnostic.

Mesure de la chronaxie. — Si dans la formule précédente

$$i = \frac{a}{t} + b$$

nous faisons $t = \frac{a}{b}$ valeur de la chronaxie, on obtient

$$i = 2b$$

Il suffit donc de chercher la valeur du temps de passage du courant liminaire d'intensité double de la rhéobase pour obtenir la valeur de la chronaxie $\frac{a}{b}$.

Nous verrons dans un instant que la difficulté de mesure de cette durée a été tournée par l'emploi d'un condensateur et de résistances constantes.

Pour un muscle ou un nerf déterminé, la chronaxie est indépendante des conditions expérimentales, la température influe seule de façon remarquable. Le rapport de la chronaxie à basse température à la chronaxie à température supérieure, est de l'ordre de grandeur des rapports

fournis dans la mesure des vitesses de réactions chimiques données par la loi de Van't Hoff.

La chronaxie varie en grandeur dans le même sens que la durée de contraction musculaire; la vitesse d'excitabilité d'un muscle rapide est grande; son inverse, la chronaxie, faible.

Des nerfs placés en milieu hypertonique ou hypotonique, solution de Ringer ou de NaCl, n'ont plus même chronaxie : presque toujours, il y a augmentation de vitesse d'excitabilité, en cas d'action prolongée il y a diminution d'emblée du processus d'excitation du nerf et du muscle.

Cardot et Laugier montrent qu'au cours de manifestations électrotoniques, la rhéobase et la chronaxie varient en sens inverse. Ce fait est général, ces variations inverses de la chronaxie et de la rhéobase se retrouvent dans l'étude des variations de l'excitabilité sous l'influence de la concentration saline, lors des variations de température, par présence de gaz divers, dans le cas d'une lésion organique, par position différente des électrodes et variations du segment nerveux interpolaire.

La fatigue, qui n'apporte pas de changement sensible à la rhéobase, double la chronaxie qui continue à augmenter avec la fatigue, pour diminuer graduellement, revenant à la normale par le repos.

Dans le cas de décharges de condensateur, Hoorweg a indiqué que le voltage luminaire était donné par

$$V = bR + \frac{a}{C} \text{ c'est-à-dire } q = b\,RC + a$$

pour laquelle RC est un temps analogue à la formule de Weiss, les constantes a et b ayant mêmes significations. La chronaxie peut se déterminer ainsi en cherchant la capa-

cité qui donne le seuil avec un voltage double de celui de la rhéobase. RC se transforme, ainsi que l'a montré Lapicque, en durée de courant continu en multipiant par 0,37 le produit de la capacité en farads par la résistance en ohms, à condition que la résistance du circuit soit 10.000 ohms.

Mais la résistance du circuit de décharge est très variable, elle est fonction de la durée et de l'intensité du courant; il y a des phénomènes de polarisation dans les tissus, au niveau de la peau; de plus, dans tous les nerfs moteurs, l'effet de l'excitation dépend du sens du courant, le seuil étant plus vite atteint avec les courants centripètes. Ce sont là autant de critiques aux procédés employés par beaucoup d'expérimentateurs.

MM. Bourguignon et Laugier indiquent un procédé de mesure non de la chronaxie, mais de la vitesse d'excitabilité chez l'homme par le rapport des seuils d'ouverture et de fermeture du courant induit, dispensant de l'emploi des condensateurs. Il s'agit d'une mesure relative par ondes de durée courte et constante, dont la quantité d'électricité varie en se servant du courant d'induction du chariot de Du Bois Reymond, ainsi que l'ont fait Marcelle Lapicque et Jeanne Weill.

Pour un même écartement des bobines, pour une même quantité d'électricité induite, les ondes d'ouverture et de fermeture ont des formes bien différentes.

Si l'on fait varier la distance des bobines, la durée des ondes induites ne varie pas, l'intensité et la quantité varient.

L'efficacité de ces deux ondes est très différente. En établissant le rapport des quantités d'électricité donnant

le seuil avec ces deux ondes de durée différentes, Marcelle Lapicque et Jeanne Weill ont montré que chez l'animal, ce rapport classe les muscles suivant les vitesses d'excitabilité, dans le même ordre que par la détermination absolue de la chronaxie.

On emploie la bobine à fil fin du chariot de Tripier de résistance variant de 1651 ohms à 3390 ohms, préalablement graduée au galvanomètre balistique employé par M. Lapicque, ce qui fournit une courbe de variation des quantités d'électricité en fonction de la distance des bobines évaluée en 1/8e de centimètre. On cherche le seuil avec l'onde d'ouverture, puis sans déplacer l'électrode avec l'onde de fermeture.

Il y a un certain nombre de précautions à prendre et qui sont purement expérimentales.

Le rapport des quantités correspondant aux distances auxquelles on a obtenu les deux seuils en portant la quantité relative à l'onde de fermeture au numérateur, donne la vitesse relative de deux nerfs ou de deux muscles, et permet de dire que celui dont le rapport est le plus bas est le muscle le plus lent, puisque la quantité liminaire est relativement plus grande à l'ouverture qu'à la fermeture pour le muscle le plus lent.

Dans une première série d'expériences, MM. Bourguignon et Laugier déterminent le degré de précision de leur méthode :

Pour un même muscle, le rapport varie au maximum de 10 % d'une expérience à l'autre : c'est là une fixité réellement suffisante pour le considérer comme constant. Ce procédé a d'autant plus de valeur que ces auteurs démontrent que le rapport reste constant d'un jour à l'autre, d'un

sujet sain à un autre sujet sain, d'un côté au côté similaire pour une instrumentation donnée. Rien de plus aisé à étudier ce rapport dans le cas de divers muscles sains, et à classer ces derniers.

Voici un résumé de la valeur du rapport sur quelques muscles, déterminé avec la bobine de 3390 ohms :

Muscles.	Rapport.
Biceps	12 à 13
Deltoïde	11 à 12
Jambier antérieur	10 à 12
Extenseur commun des orteils	10,6 à 11,6
Extenseur commun des doigts	10 à 10,3

L'isochronisme du muscle et de son nerf moteur se retrouve ainsi qu'il avait été établi par Lapicque. Citons une expérience :

Bobine 2.500 ohms. — Biceps

	Distances en centimètres		Quantités		Rapport
	Fermeture	Ouverture	Fermeture	Ouverture	
1° Nerf (point d'Erb)...	0,25	11,75	460,5	47	9,8
	1,90	12,40	418	38,8	10,8
2° Point moteur inf.....	6,90	14,90	199	18	11,1
	6,90	14,75	199	18,7	10,6
3° Hors du point moteur.	1,25	12	438	43,7	10
	6,25	14,25	228	21,6	10,6

qui montre une variation de 16% environ, l'écart étant tantôt en faveur du muscle, tantôt en faveur du nerf.

Cette méthode, grâce aux propriétés du rapport ainsi étudié d'être indépendant des conditions expérimentales,

permet certainement de faire l'étude et de suivre l'évolution des états pathologiques nerveux.

Toutefois, les auteurs ajoutent que leur procédé, s'il est simple, n'est pas le meilleur, son inconvénient le plus grave est son inapplication au cas de la DR complète. Le procédé du condensateur doit lui être substitué avantageusement.

J. Cluzet se sert, pour mesurer la caractéristique d'excitabilité, d'un condensateur à capacité réglable de 0,005 à 10 microfarads, l'excitabilité est calculée par la formule de Weiss ou par la formule d'Hoorweg, homologuée à la précédente en admettant que dans

$t = RC \log. \frac{V_0}{V}$; V_0 désignant le potentiel de charge, V le potentiel au-dessous duquel toute décharge est inactive, le facteur $\log. \frac{V_0}{V}$ soit égal à 1.

Dans ces procédés cliniques, l'auteur utilise les relations établies dans sa thèse,

$$\frac{a}{b} = 1{,}26\ RC_1$$

$$a = 0{,}36\ C_1 V_1 \qquad b = \frac{V_1}{3{,}51\ R}$$

dans lesquelles R est la résistance du circuit de décharge, C_1 la capacité correspondante au seuil obtenu avec minimum d'énergie, et V_1 le voltage liminaire.

Les valeurs C_1 et R sont déduites de deux expériences successives, et il est légitime de se demander si les conditions restent semblables et autorisent ces calculs.

Lapicque décrit, en 1915, son appareil appelé chronaximètre fournissant des durées de passage allant de 8/10.000e de seconde à 1/10e de seconde; tout en reconnaissant qu'il

ne s'agit là d'un appareil de physique, l'auteur croit le but atteint, et que l'on peut arriver à mesurer rapidement, sans tenir compte de la résistance de la peau, les chronaxies pathologiques qui varient de la valeur normale 2/10.000e à 1/100e de seconde et plus. M. G. Bourguignon pensant que s'il est exact que dans l'appréciation des différences d'excitabilité pathologiques, les causes d'erreurs n'ont pas ou peu d'influence, il n'en est plus de même dans l'étude normale des muscles et des nerfs, propose une technique de détermination de la chronaxie et du temps utile chez l'homme par décharge de condensateurs.

Schématiquement, l'appareil se compose d'un condensateur de capacité variant de 0,01 à 60 microfarads, mis en communication d'une part par l'intermédiaire d'un réducteur sans self avec une source de 220 volts, et d'autre part par l'intermédiaire d'un renverseur de courant et d'une résistance de 4.000$^{\omega}$ avec une double dérivation dont l'une des branches porte une résistance de 10.000$^{\omega}$ et l'autre branche une résistance de 3 à 10.000$^{\omega}$ et le sujet; les résistances additionnelles sont sans self et impolarisables, constituées par des solutions de SO_4 Cu à électrodes de Cu électrolytique, on mesure les quantités d'électricité qui passent dans les branches en dérivation, se servant d'un galvanomètre introduit successivement dans chacune d'elle, le rapport de ces quantités est inverse de ces résistances, ce qui donne de suite la résistance de la dérivation contenant le sujet, on cherche le seuil galvanique pour le pôle négatif en faisant des passages de courant alternativement dans les deux sens, pour éliminer la polarisation.

Puis on double le voltage rhéobasique et on cherche la capacité qui donne le seuil, connaissant la résistance des

diverses branches on peut calculer la résistance totale, la résistance équivalente cherchée R est

$$R = \frac{R_S \, R_D}{R_S + R_D}$$

R_D et R_S étant les résistances de la dérivation et de la branche contenant le sujet, R varie de 5.000 à 7.500$^{\omega}$. La résistance totale (c'est-à-dire comptant les 4000$^{\omega}$) est donc au voisinage de 10.000$^{\omega}$; c'est dans ces conditions que la chronaxie

$$\tau = 0{,}37 \; RC$$

C correspond à la capacité qui donne le seuil avec le voltage double du voltage rhéobasique.

Bourguignon indique enfin que si C désigne la capacité la plus petite donnant le seuil avec le voltage rhéobasique, le temps utile est donné par un coefficient 10 fois plus petit que celui de la chronaxie

$$T = 0{,}037 \; R \; C.$$

Pour terminer, signalons les recherches de G. Bourguignon relatives à l'étude de la chronaxie normale des muscles du membre supérieur et du membre inférieur, ce qui permet leur classification suivant des lois communes, classification fonctionnelle qui se superpose à la systématisation radiculaire.

CONCLUSIONS

a) Dans l'état actuel de nos connaissances, on peut s'en tenir à une première approximation fournie par la loi de Weiss, $q = a + bt$, loi remarquablement simple et qui, en définitive, est suffisante dans la plupart des questions physiologiques.

b) Les formules proposées ultérieurement en sont des modifications. Si plusieurs d'entre elles sont plus approchées de la vérité, toutes ayant même point de départ sont fatalement sujettes à des erreurs tout au moins analogues. La loi de Lapicque ne répond pas entièrement aux exigences des conditions de variabilité de l'excitation.

c) Nous avons très brièvement signalé les considérations qui font penser qu'il ne s'agit pas d'un phénomène spécial à l'excitation électrique, mais que nous sommes en présence d'un cas particulier d'un phénomène général d'excitation à loi unique, et dont l'étude peut se faire sn s'adressant de préférence à l'excitation lumineuse.

d) Si nous sommes maîtres de l'excitant quant à sa production et à sa mesure, en est-il de même en ce qui concerne le muscle considéré comme témoin d'excitation? N'y aurait-il pas intérêt à choisir comme mesure de la grandeur de l'excitation d'un nerf autre chose que la grandeur de la contraction musculaire?

A notre avis la réaction à l'excitation n'est pas sans analogie avec les réactions d'un corps visqueux, qui se traduisent par ses déformations lorsque ce corps est soumis à un champ de force de grandeur déterminée.

e) L'intérêt de la détermination de la chronaxie réside dans l'établissement d'une constante indépendante de certaines conditions expérimentales, caractéristique du nerf ou du muscle et de leur vitesse d'excitabilité.

Vu :
Nancy, le 24 décembre 1919.
Le Président de la Thèse,
E. MEYER.

Vu :
Nancy, le 24 décembre 1919.
Le Doyen,
E. MEYER.

Vu et permis d'imprimer :
Nancy, le 26 décembre 1919.
Le Recteur de l'Académie,
Ch. ADAM
Membre de l'Institut.

BIBLIOGRAPHIE

D'Arsonval. — Archives de Physiologie, années 1889, p. 246; 1891, p. 525; 1892, p. 893 et 387; C. R., Ac. des sciences, 1881, p. 1520; 1891, p. 625.

Baierlacher. — Zeitschrift f. ration. Med. 3e série, vol. V, 1859.

Bernheim. — Archiv. v. Pflüger, t. VII, 1874.

Bernstein. — Vorlaufige Mitteilung über einen neuen Reizapparat für Nerv und Muskel. Arch. f. Anat. und Physiol., 1862.

Bordier. — Archives de Physiologie, t. IX, 1897.

Bottazzi. — Archiv. f. Physiol., 1901, p. 377.

Boudet. — De l'évaluation mécanique des courants électriques... Soc. internat. des Electriciens, 1884.

Bourguignon et *Barré.* — C. R. Soc. de Biologie, octobre 1914.

Bourguignon et *Laugier.* — Revue Neurologique, t. XXIII, 1912; C. R., Ac. des Sciences, t. CLVII, 1913; C. R., Soc. de Biologie, t. LXXII, 1912.

Bourguignon et *Lucas.* — C. R., Ac. des Sciences, t. CLXIII, 1916.

Bourguignon. — C. R., Ac. des Sciences, t. CLXII, 1916; t. CLXIV, 1917; C. R., Soc. de Biologie, 7 mars 1914, 17 juin 1916, 1 juillet 1916; Revue Neurologique, 1917.

Bourguignon, H. Cardot et *H. Laugier.* — C. R., Soc. de Biologie, t. LXXII, 1912.

Bouty. — Sur les Capacités de Polarisation; An. de Chimie et de Physique, t. III, 7e série, 1894.

Brenner. — St. Petersburger medicinische Zeitsch., vol. III, 1862.

A. Brochet. — Eclairage électrique, avril 1903; Bulletin Soc. chim., 3e série, t. XXIX, 1903; C. R., Ac. des Sciences, t. CLIII, 1911.

Cardot et *Laugier.* — C. R., Ac. des Sciences, t. CLIV, 1912; C. R., Soc. de Biologie, t. LXXII, 1912; t. LXXIV, 1914; Journal de Physiologie et de Pathologie générale, 1912.

Cash. — Der Zuckunsverlauf als Merkmal der Muskelart, Archiv. f. Anat. und Physiol., 1880.

Chanoz. — Archives d'Electricité médicale et clinique, t. X, 1902.

Charbonnel-Salle. — Thèse Fac. Sc. Paris, 1881.

Charpentier. — Impressions lumineuses sur la rétine. Traité de Physique biologique, t. II.

Chauveau. — C. R., Ac. des Sciences, 1875.

Cluzet. — Thèse Fac. Sc. Paris, 1905; Archives d'Electr. méd., 1902; Annales d'Electrobiologie, 1902, 1905; C. R., Ac. des Sciences, t. CLXI, 1915, t. CLXIV, 1917; C. R., Soc. de Biologie, années 1900, 1901, 1902, 1903, 1905, 1907, 1908 et 1913; Journal de Physiol. et de Path. génér., t. IV, 1904, 1908.

Cluzet et *Abelous.* — C. R., Soc. de Biologie, 1900.

Courtade. — Archives de Physiologie, 1890.

Cybulski et *Zanietowski.* — Uber Anwendung des condensators zur Reizung der Nerven. Pflüger's Archiv., 1894.

Decombe. — C. R., Ac. des Sciences, t. CLVI, 1913.

Doumer. — C. R., Soc. de Biologie, janvier 1916.

Dubois de Berne. — An. des Sc. physiques et natur. de Genève, t. XXXV, 1891; An. d'Electrobiologie, vol. III; C. R., 1er Congrès inter. d'histologie et de radiologie, p. 72; Archives de Physiologie, t. IX, 1897.

Du Bois Reymond. — Von dem allgemeinen Gesetze der

Nervenerregung durch den elektrischen Strom. Soc. de Physique de Berlin, 8 août 1845; Untersuchungen über Tierische Elektricität, 1848; Vom Schwankungsrheocord einer Vorrichtung zum Erweise des allgemeinen Gesetzes der Nervenerregung durch den Strom (Gesamtem. Abhandlugen I, p. 198).

A. Eucken. — Arch. die g. Physiol., t. CXXIII, 1908.

Th. W. Engelmann. — Beitraege zur allgemeinen Muskel und Nervenphysiologie. Archiv. f. die gesammte Physiol. t. III, 1870; Beweg. an Nervenfas b. Reizung mit Induct. schl. Archiv. v. Pflüger, t. V, 1872.

Fick. — Beitrage zur vergleichende Physiol. der irritabelen subst., 1863, Braunschweig; Untersuchungen über elekt. Nervenreizung, 1864, Braunschweig.

Gaugain. — An. de Phys. et chimie, 3e série, t. X, 6e série, t. XVII, t. XVIII.

Gildmester. — Arch. die g. Physiol., t. IC, 1903.

Goethlin. — Skandinavisches Archiv. f. Phyisiol., t, XXII, 1909.

Gotch and *Macdonald.* — Journal of Physiol., 1896.

Gotch. — Textbook of Physiolog., t. II, p. 486; Journal of Physiol., t. XXVIII, 1902.

Grumbach. — Thèse Fac. Sc. Paris, 1911.

Grutzner. — Uber die Reizwirkung der Stohreschen Maschine auf Nerv und Muskel. Pflüger's Archiv. 1891.

Guilloz. — C. R., Soc. de Biologie, 1904.

Hallsten. — Arch. f. Anat. und Physiol. 1881, p. 90.

Heitz. — C. R., Ac. des Sciences, t. CLVII, 1913.

Victor Henri et *Larguier des Bancels.* — C. R., Soc. de Biologie, t. LXXII, 1912.

Victor Henri et *Mme Victor Henri.* — C. R., Soc. de Biologie,

t. LXXII et t. LXXIII, 1912, 1914; C. R., Ac. des Sciences, t. CLIV, 1912.

Hermann. — Archiv. v. Pflüger, 1898, 1899; Archiv. f. experim. Pathol. und Pharma., t. LXXV, 1909.

Hill. — A new mathematical of changes of ionic concentration in muscle and nerve. Journal of Physiol., t. XL, 1910.

Höber. — Untersuchung erregbarer nerven bei dunkelfeldbeleuchtung. Archiv. f. d. g. Physiol., t. LXXXIII, 1910.

Hoorweg. — Archiv. f. d. g. Physiol., t. LII, 1892, 1898, t. LXXXIII, 1910; t. LXXXVII, 1901, t. LXXXXI, 1902, t. CXVIII, 1908, t. CXXXIII, 1910; Archives du musée Teyler, 2e série, t. VI, t. VII; Archiv. v. Pflüger, t. LII, 1892.

Huet. — Iconographie de la Salpétrière, 1892.

Huet et *Bourguignon.* — Soc. franc. d'Electrothérapie, 1911.

Huet, Bourguignon, Laugier. — C. R., de la Soc. de Biologie, t. LXXII, 1912.

J. Ioteyko. — Communication à la Société belge de Neurologie, mai 1902; Etude sur la contraction tonique du muscle strié et ses excitants, Bruxelles 1903.

Keith Lucas. — Journal of Physiol., t. XXXIV, 1906, t. XXXVI, 1907, t. XXXVII, 1908, 1910; The process of excitation im nerve. Proceed of the Roy. Soc., série B, 1912.

Keith Lucas and *Mines.* — Temperature and Excitability. Journal of Physiol., t. XXXVI, 1908.

Von Fleischl. — Untersuchung über die Gesetze des Nervenerregung das Rheonom. Sitzungs beritche der Wiener Akademie, 1877.

Korn. — Physikalische Zeitschrift, 1913.

Von Kries. — Uber die Abhöngigkeit der Erregungs. Vorgange von dem zeitlichen Verlange der zur Reizung dienenden Elektricitäts. Beurgungen.

Mme Lapicque. — Journal de Physiologie et de Patholog. générale, juillet 1907; Thèse Fac. Sc. Paris, 1905.

L. Lapicque. — C. R., Ac. des Sciences, t. CXLI, 1905; t. CXLVI, 1908; t. CIL, 1909; t. CLV, 1912; t. CLXI, 1915; C. R., Soc. de Biologie, années, 1905, 1907; t. LXIV, 1908; t. LXVII, 1909; t. LXXI, 1911; Journal de Physiologie et de Pathologie générale, années 1907, 1908, 1909, 1911.

L. Lapicque et *M^me Lapicque.* — C. R., Ac. des Sciences, t. CXXXVI, 1903; t. CL, 1910; C. R., Soc. de Biologie, années 1905; t. LXVIII, 1910.

L. Lapicque et *Marcelle Lapicque.* — C. R., Soc. de Biologie, années 1912, 1919.

Lapicque et *Legendre.* — C. R., Ac. des Sciences, t. CLVII, 1913.

Lapicque et *Meyerson.* — C. R., Soc. de Biologie, t. LXXII. 1912.

Lapicque et *Petetin.* — Journal de Physiologie et de Pathologie générale, 1910.

Marcelle Lapicque et *Jeanne Weill.* — C. R., Soc. de Biologie, t. LXVI, 1909; t. LXXII, 1912.

Lasareff. — Ionen theorie der Nerven und Muskelreizung. Archiv. f. d. g. Physiol., t. CXXXV, 1910.

Laugier. — C. R., Soc. de Biologie, 15 janvier 1910.

Lewandowsky. — Archiv. f. Anat. und Physiol, 1889, p. 352.

Jacques Lœb. — Uber die Ursache der electrotonischen Erregbarkeitsanderung im Nerven, 1907.

Marchand. — Archiv. v. Pflüger, t. XVII, 1878.

Marès. — Sur les relations entre l'excitant électrique et la réaction neuromusculaire. Publication de l'Académie Bohême des Sciences de Prague, 1893.

Martin Gildmeister. — Archiv. f. d. g. Physiol. 1904.

Meyerson. — Journal de Physiologie et de Pathologie générale, 1912.

H. Piéron. — C. R. de la Soc. de Biologie, 1914, t. LXXXII, 1919; C. R. de l'Ac. des Sciences, t. CLV, 1912.

Renauld. — Archives inter. de Physiologie, t. X, 1910.

Riéty. — C. R. de l'Ac. des Sciences, 1911, 1912, 1913.

Rothé. — Thèse Fac. Sc. Paris, 1904.

J. Schott. — Eintrag zur elektrischen Reizung des quergestreiften Muskels von seinem nerven aus Pflüger's Archiv., 1891.

Sestchenow. — Arch. v. Pflüger, t. V, 1872.

Steinach. — Arch. v. Pflüger, t. CXXV, 1908.

Stübel. — Morphologische Veranderungen des gereizten Nerven. Arch. f. d. g. Physiol., t. CIL, 1912.

Sudnik. — Annales d'Electrobiologie, t. V, 1902, t. VII, 1904.

Sutherland. — Arch. f. d. g. Physiol., t. CXV, 1906.

Tiegel. — Arch. v. Pflüger, t. XIII, 1876.

Waller. — Proccedings of the Royal Society of London, t. LXV, 1899; The characteristic of nerv., Society of London, 1900.

Wedensky. — Archives de Physiologie, 1891, p. 687.

Weiss. — Archives de Physiologie, t. X, 1898; Annales d'Electrobiologie, t. V, 1902; Journal de Physiologie et de Pathologie générale, années 1902, 1903; C. R. de la Soc. de Biologie, années 1901, 1902, 1905, 1907, 1910; Archives italiennes de Biologie, t. XXXV, 1901; t. XXXVIII, 1902; C. R. de l'Ac. des Sciences, 1897.

Wertheim Salomonson. — Over hut gebruik der condensatoren in de electro dianostick med. Tegdschrift voor Geneeskunde, 1891; Annales d'Electrobiologie, t. V, 1902.

Wilke et *Atzler.* — Archiv. f. d. g. Physiol., t. CXXXXII, 1911.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

Introduction 5

CHAPITRE I. — Les premières théories. — Les critiques. 9

CHAPITRE II. — Les théories d'Hoorweg et de Cluzet. — Les discussions..... 21

CHAPITRE III. — La loi de Weiss..... 28

CHAPITRE IV. — La théorie de M. et Mme Lapicque apportant un facteur correctif à la loi de Weiss 35

CHAPITRE V. — L'excitation électrique dans ses rapports avec les phénomènes de polarisation électrolytique 41

CHAPITRE VI. — Loi d'excitation de Nernst..... 48

CHAPITRE VII. — Substances colloïdales Électrocapillarité en rapport avec l'excitation..... 59

CHAPITRE VIII. — Excitants et sensations..... 62

CHAPITRE IX. — La chronaxie. — Ses propriétés. Ses applications 67

Conclusions 77

Index Bibliographique 79